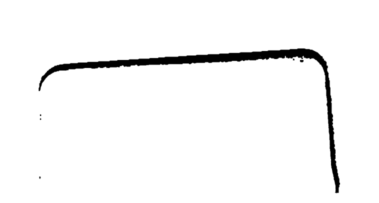

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
E455 .R17 4 STOR
Studien uber die Hirnrinde des Menschen
24503443626
E455
.R17
1903
v.4


LANE
MEDICAL
LIBRARY
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
SEMPER VIRENS
1885

Gift



STUDIEN

ÜBER DIE

HIRNRINDE DES MENSCHEN

VON

DR. S. RAMÓN Y CAJAL
PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

OBERARZT DR. JOHANNES BRESLER
DIRIG. ARZT DES DEUTSCHEN SAMARITER-ORDENSSTIFTS, KRASCHNITZ (SCHLES.)

---

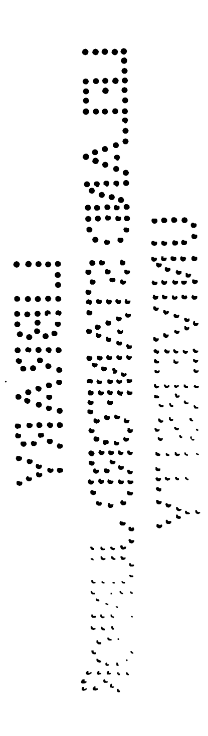
4. HEFT:
DIE RIECHRINDE BEIM MENSCHEN UND SÄUGETIER.

MIT 84 ABBILDUNGEN.



LEIPZIG
VERLAG VON JOHANN AMBROSIUS BARTH
1903.





Druck von C. Grumbach in Leipzig.

Inhalt.

EINLEITUNG.

Das centrale Olfactoriussystem umfasst nach der übereinstimmenden Ansicht der Neurologen zwei Nervenstationen: 1. das primäre Centrum, dargestellt durch den Bulbus olfactorius, 2. die secundären Centren, in der Hauptsache bestehend aus dem Lobulus pyriformis, ausserdem aus der grauen Substanz, welche unter der oberen, inneren und äusseren Olfactoriuswurzel liegt (graue Substanz des Pedunculus bulbaris, des Lobulus frontalis, des Tuberculum olfactorium etc.); 3. sollen, nach fast allen Autoren, noch tertiäre oder End-Stationen existiren, deren bedeutendste das Ammonshorn wäre.

Ein sorgfältiger Vergleich des Baues, der Lage und der Verbindungen dieser Centren mit den entsprechenden des optischen, tactilen und acustischen Systems lässt erkennen, dass das erste (Bulbus olfactorius) homolog ist der Retina (nicht der ganzen, sondern der inneren plexiformen Schicht, der ganglionären und den folgenden), dem ventralen und lateralen Acusticuskern in der Medulla oblongata, und den Kernen des Gollschen und Burdachschen Strangs ebendaselbst. Die zweite Station (sphenoidale Rinde) stellt wahrscheinlich ein corticales Centrum der Projection oder der Wahrnehmung (im Sinne der Flechsigschen Theorie) dar. Wenn diese Homologie richtig ist, würde im centralen Olfactoriussystem (wenigstens in der Reihenfolge und an der Stelle, wie und wo die übrigen Systeme sie bieten) fehlen die intermediäre oder Thalamusstation, welche bei den optischen Bahnen vom Corpus geniculatum externum und Pulvinar, bei den tactilen vom Ganglion laterale des Thalamus[1]), bei den acustischen vom Corpus geniculatum internum[2]) gebildet wird. Die Verbindungen, welche manche Autoren zwischen den sekundären Olfactoriuscentren und der Stria thalamica, oder zwischen der

Columna fornicis und dem Thalamus vermutet haben, können, wennschon sie, was noch sehr bestreitbar, vorhanden sind, nicht als centripetale intermediäre Thalamusstationen gelten, sondern vielmehr als Reflexcentren, aus denen centrifugale Bahnen entspringen.

Die vorliegende Studie, die Fortsetzung der früheren[3]), wird sich besonders eingehend mit dem Bau der Sphenoidalrinde, d. h. des secundären Olfactoriuscentrums beschäftigen. Um jedoch diese Arbeit zu ergänzen und dem Leser ein übersichtliches Bild von den centralen Organen des Olfactoriussystems zu geben, wollen wir auch, wenngleich nur summarisch, den Bulbus olfactorius, die Commissura anterior, den Cortex interhemisphaericus, das Ammonshorn und andere secundäre Centren und Bahnen mit in Betracht ziehen, die vermutungsweise mit jenen erstgenannten zusammenhängen.

I. Kapitel.

BULBUS OLFACTORIUS.

Entsprechend der oben mitgetheilten Absicht, auf synthetischem Wege die wesentlichen Thatsachen über den Bau des Bulbus olfactorius zu schildern, empfehlen wir dem Leser, sich in die histologische Detailbeschreibung dieses Centrums in der grundlegenden Monographie von Golgi[4]) und in meinen[5]) Arbeiten, sowie in denen von P. Ramón[6]), van Gehuchten und Martin[7]), Kölliker[8]), Retzius[9]), Calleja[10]) und Blanes[11]) zu vertiefen, welche vorzugsweise auf Chromsilberpräparaten beruhen.

Bekanntlich ist der Bulbus olfactorius der Endigungspunkt der Olfactoriusnervenfibrillen, welche sich in die bipolaren Zellen der Nasenschleimhaut fortsetzen. Diese Endigungen befinden sich überall im Bulbus, demzufolge die Structur dieses Centrums in allen seinen Durchmessern fast die gleiche ist. Nur in der oberen Schicht, da wo der Bulbus das Gehirn berührt, beobachtet man einige kleine Abweichungen.

Die Bulbusrinde besteht, von aussen nach innen, aus folgenden Schichten: 1. Nervenschicht oder oberflächlicher Olfactoriusplexus; 2. Schicht der Glomeruli olfactivi; 3. periphere plexiforme Schicht; 4. Schicht der Mitralzellen; 5. innere oder centrale plexiforme Schicht; 6. Schicht der Körner und Bündel weisser Substanz, und 7. Epithel- oder Ependymschicht.

1. Periphere Nervenfaserschicht. — In Carminpräparaten als Netzwerk erscheinend, bildet sie in Methylenblau- und Chromsilberschnitten sich complicirt kreuzende Bündelchen von varikösen, parallelen, marklosen Nervenfasern, eine Art Filzüberzug, der sich über fast den ganzen

Bulbus erstreckt, besonders deutlich aber am Scheitel, sowie unterhalb desselben und an den Seitenflächen ausgeprägt ist. Zwischen den Bündeln befinden sich zahlreiche und grosse Neurogliazellen, deren lange Fortsätze in die darunter liegenden Schichten reichen.

2. Schicht der Glomeruli. — Unter der vorhergehenden Faserschicht liegt ein unregelmässiges Band, bestehend aus zwei oder mehr Reihen ei- oder birnenförmiger Massen, glomeruli olfactivi genannt. Dieselben stellen Inseln oder genau abgegrenzte Gebiete grauer Substanz dar, in welcher die Riechfasern der ersten Schicht enden.

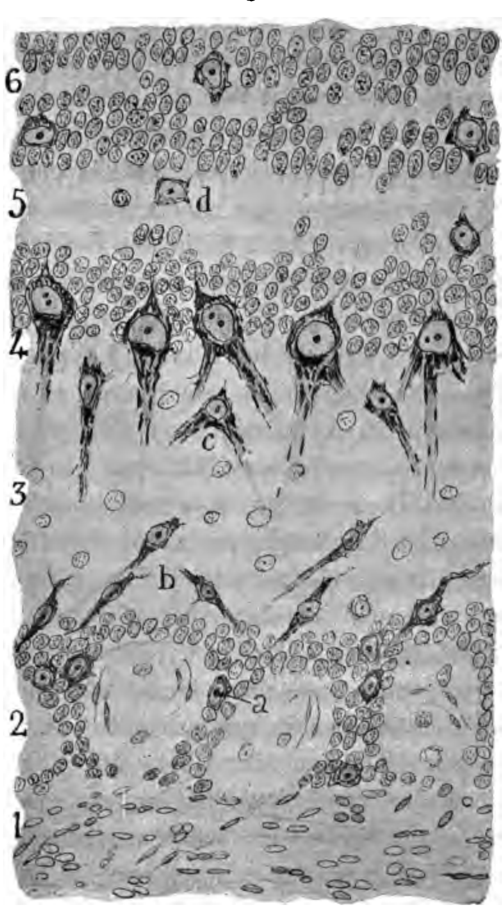
Folgende Bestandtheile bilden einen Glomerulus: die Endverzweigung der Riechfasern; das dichte Büschel aus tiefen Schichten kommender Dendriten; gewisse kleine Nervenzellen und schliesslich einige Neurogliazellen.

a) Nervenendverzweigung. — Es war Golgi, der zuerst die intraglomerulären Verzweigungen der Riechfasern nachwies; jedoch glaubte er, an der Existenz Gerlachscher Nervenfasernetze festhaltend, dass diese Verzweigungen aus dem Glomerulus entspringen und mit Nervencollateralen anastomosiren, welche letzteren aus Axencylindern von in tieferen Schichten gelegenen Neuronen stammen sollen. Genauere von mir ausgeführte Untersuchungen des Bulbus verschiedener Säugethiere förderten indess die wichtige Thatsache zu Tage, dass die Verzweigungen der Riechfasern frei im Glomerulusgebiet enden, ohne unter sich zu anastomosiren oder sich jemals in aus tieferen Schichten gekommene Nervenfasern fortzusetzen. Diese Grundthatsache der Structur des Bulbus olfactorius wurde von van Gehuchten, Kölliker, His, Retzius, P. Ramón, Calleja, Lugaro, Blanes und anderen bestätigt.

Die Endverzweigung der Olfactoriusfaser innerhalb des Glomerulus ist dünn, varikös, sehr complicirt und verwickelt; es lässt sich jedoch beobachten, dass ihre letzten Äste nach labyrinthischen Verflechtungen mit einer freien Varikosität enden. Wenn sich der Glomerulus deutlich und vollständig färbt, so bemerkt man in ihm einen sehr dichten Plexus von Nervenfasern, in welchem Löcher oder helle Stellen zu Tage treten; dieselben entsprechen kleinen Neuronen und Neurogliazellen. Dieser intraglomeruläre Plexus wird nicht von einer, sondern von einer Gruppe oder einem Bündel von Riechfasern gebildet (Fig. 2, b).

b) Dendritenbüschel. — Die Mitralzellen und andere, weniger tief gelegene Zellen, welche wir als gebüschelte bezeichnen, senden zum


Fig. 1.



Frontalschnitt durch die Rinde des Bulbus olfactorius des Kaninchens.

1, Nervenschicht; 2, Glomeruli; 3, periphere, plexiforme Schicht; 4, Mitralzellen; 5, innere, plexiforme Schicht; 6, Schicht der Körner und weisse Substanz; *a*, periphere Büschelzellen, *b*, mittlere, *c*, innere; *d*, Zelle mit kurzem Axencylinder.

Glomerulus einen dicken Protoplasmaschaft, welcher innerhalb dieses mit einem zarten Pinsel oder Büschel von zahlreichen divergirenden

und varikösen Asten endet. Diese Äste, ebenfalls frei endigend, begeben sich in die von der eben beschriebenen Nervenverzweigung frei gelassenen Räume und treten mit letzterer mehrfach in engen Kontakt (Fig. 2, c).

Diese Anordnung, welche nach den Untersuchungen von P. Ramón, Calleja, Catois und andern in gleicher Weise bei den niederen Wirbelthieren angetroffen wird, beweist, dass die Natur, wo eine dynamische Beziehung zwischen zwei Neuronen zu gewährleisten ist, die Kontakte in ausnahmsweise hohem Grade vervielfältigt, indem sie ausgedehnte und complicirte Verzweigungen von Nervenfasern neben solche von Protoplasmafortsätzen bringt. Aber da in den Bereich eines jeden Glomerulus drei, vier und mehr Schäfte von Mitral- oder Büschelzellen eintreten und ihre Endverzweigungen entfalten, so lässt sich daraus noch der interessante Schluss ziehen, dass die Ausbreitung des Nervenimpulses keine individuelle, d. h. nicht von Neuron zu Neuron gehende, sondern eine collective ist, d. h. von einer Gruppe von Nervenfasern zu einer Gruppe von Ganglienzellen zieht.

c) Innerhalb der Glomeruli, sowie in ihrer Umgebung befinden sich auch einige sehr kleine Sternzellen, welche Golgi für Neurogliazellen hielt, deren nervöse Natur jedoch, von mir[12]) vor einiger Zeit nachgewiesen, jüngst von Blanes Viale in einer sehr genauen Beschreibung bestätigt worden ist. Diese Zellen, von Kölliker äussere oder oberflächliche Körner genannt, sind klein, kuglig oder polygonal, oft birnenförmig; aus ihrem Körper entspringen eine oder mehrere dünne, reichlich an der Oberfläche und der Rinde der Glomeruli verzweigte Dendriten und ein sehr zarter Axencylinder, der, mehr oder weniger horizontal durch die Interstitien der Glomeruli ziehend, sich schliesslich in denselben in Endzweige auflöst. Jenachdem die Dendriten an einen oder zwei Glomeruli herantreten, unterscheiden sich die genannten Zellen in monoglomeruläre und biglomeruläre, wie sie Blanes bezeichnet hat. Nissl-Präparate (Fig. 1) zeigen den grossen Reichthum an solchen kleinen Zellen und beweisen, dass sie hauptsächlich am inneren Rande und in den Zwischenräumen zwischen den Glomeruli liegen. Innerhalb dieser befinden sich nur zwei oder drei Kerne, welche vielleicht zu Neurogliazellen gehören.

Angesichts des Vorstehenden scheinen die kleinen intra- und periglomerulären Zellen oder Köllikers oberflächliche Körner intraglomeruläre Associationszellen darzustellen, durch welche die von den Dendriten dieser Zellen in einem Glomerulus aufgenommene Erregung auf dendritische Endbüschel übergeleitet wird, welche in mehr oder weniger entfernteren Glomerulis sich befinden. Auf diese Weise wird noch mehr die Leitung gesichert und vor allem die räumliche Verbreitung und Unbestimmtheit der Riecherregung, worin die Natur bei der Etablirung der Olfactoriusbahnen eines ihrer hauptsächlichsten Ziele erblickt zu haben scheint.*)

d) Neurogliazellen. Es giebt ihrer zwei Arten: endogene, d. h. intraglomeruläre, repräsentirt von Sternzellen mit federförmigen und gestreiften Ästen, und exogene, welche, in der Nachbarschaft liegend, ihre Endbüschel hierher senden.

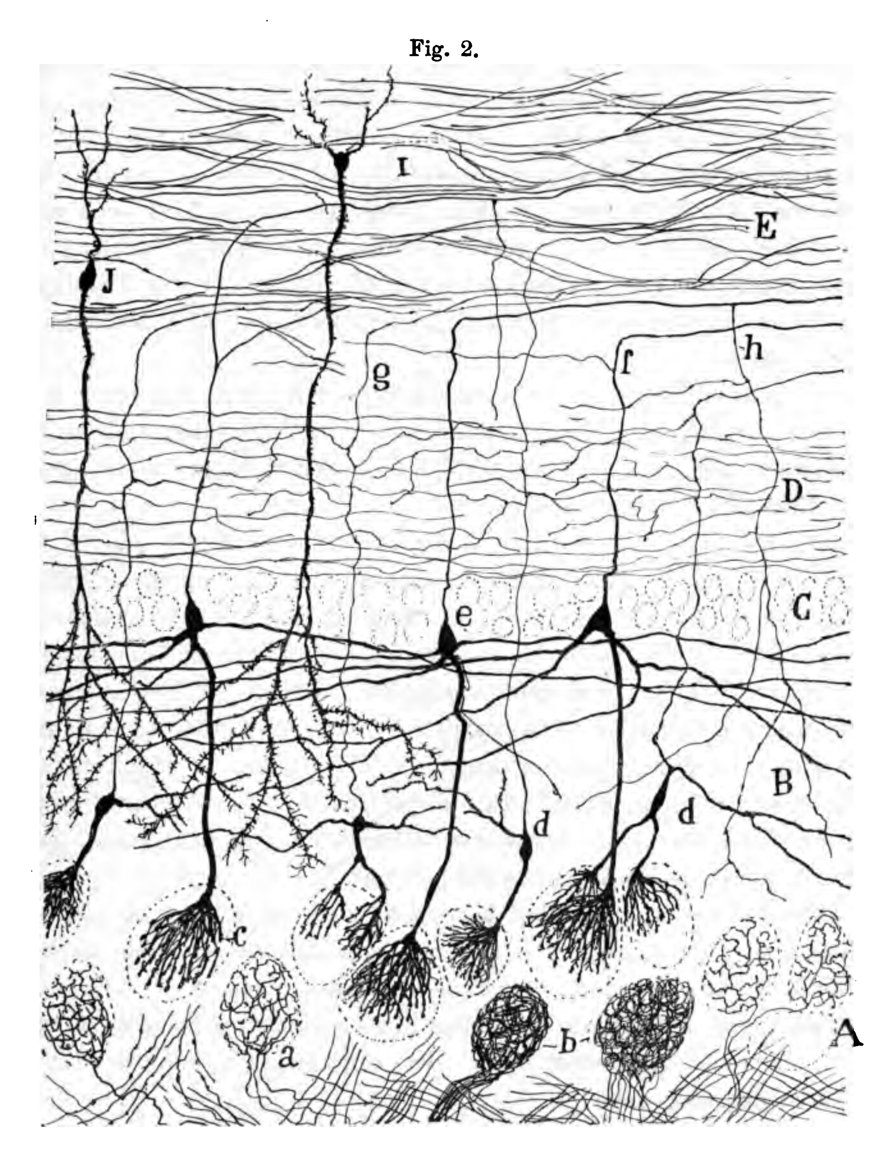
3. Äussere molekulare oder plexiforme Schicht. — Alle nach innen von der Glomerulusschicht gelegenen Zonen sind den Säugethieren und Vögeln eigentümliche, vervollkommnete und complicirte Einrichtungen; sie fehlen bei den Fischen und Batrachiern oder sind hier nur in einfacher Gestalt vorhanden. Nicht so die Glomeruli, welche ihre ursprüngliche Organisation bei allen Wirbelthieren bewahren.

Eine dieser Vervollkommnungen ist die Bildung einer zur Glomerulusschicht concentrischen plexiformen Schicht, in welcher folgende Elemente vertreten sind: accessorische Dendriten der Mitralzellen, mittleren oder peripheren Büschelzellen; das Endbüschel der Körner und die rückläufigen Collateralen der Axencylinder der Büschel- und Mitralzellen. Die Vereinigung dieser verschiedenen Faktoren, die wir bald näher betrachten werden, bildet in erwähnter plexiformer Schicht ein dichtes, genau auf ihren äusseren und inneren Rand beschränktes Flechtwerk, in welchem die parallelen oder concentrischen Fasern über die radiären überwiegen.

---

*) Indess spielen diese Zellen vielleicht eine andere Rolle. Ihre Ähnlichkeit mit den Horizontalzellen der Retina, deren associative Funktion mir sehr zweifelhaft scheint, veranlasst mich jetzt, sie als einen der Akkumulation der Nervenenergie dienenden Apparat anzusehen. Siehe: Die Bedeutung der Zellen mit kurzem Axencylinder. Rev. trim. micrograf. vol. VI, 1902.

Fig. 2.



Schnitt durch den Bulbus olfactorius einer wenige Tage alten Katze.

A, Schicht der Glomeruli; *B*, äussere plexiforme Schicht; *C*, Schicht der Mitralzellen; *D*, innere plexiforme Schicht; *E*, Schicht der Körner und weisse Substanz; *a*, Endverzweigung einer Olfactoriusfaser; *b*, Glomeruli mit verschiedenen Endverzweigungen; *c*, Büschel einer Mitralzelle; *d*, Büschelzellen.

4. Schicht der Mitralzellen. — Sie wird so benannt, weil sie von einer, zwei oder drei concentrischen Reihen grosser, gedrängter, multipolarer Nervenzellen gebildet wird, unter denen die Mitragestalt vorherrscht, obgleich auch die Ei- und Dreiecksform häufig vorkommt. Mittelst der Nissl-Färbung zeigt der Körper dieser Zellen einen voluminösen, mit einem oder zwei Nukleolen versehenen Kern und mannigfache Chromatinschollen, welche sich in die Hauptdendrite fortsetzen (Fig. 1, 4). Von den Fortsätzen, welche das Chromsilber erkennen lässt, seien erwähnt: erstens ein starker Axencylinder, welcher aus dem unteren Rande des Körpers entspringt und sich in eine Nervenfaser der darunter gelegenen Schicht fortsetzt; zweitens zwei Arten von Dendriten, welche wir in primordiale und secundäre unterscheiden wollen (Fig. 2, *e*).

Die primordiale Dendrite, so benannt, weil sie, selbst bei den niedersten Vertebraten, niemals fehlt, kann man als den zuerst aufgetretenen Fortsatz betrachten; er ist glatt, radiär oder peripher gerichtet und fast stets in der Einzahl vorhanden (beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren). Bei den Vögeln, Reptilien und Fischen ist er, wie mein Bruder nachwies, oft vier, sechs oder mehrfach vertreten. In seinem Verlauf nach der Peripherie schlägt er oft eine schräge Richtung ein und behält er seinen ursprünglichen Durchmesser bei, ohne (höchstens vereinzelt) Collateralen abzugeben. Er endet im Innern eines Glomerulus mit einem Pinsel oder Büschel freier Verzweigungen, welche, wie wir früher gezeigt haben, mit den Nervenverzweigungen der Olfactoriusfasern in inniger Berührung stehen.

Die accessorischen secundären Dendriten, zwei, drei oder mehr, entspringen aus den Seiten des Zellkörpers, manchmal aus dem Anfang der primordialen Dendriten, ziehen, sich wiederholt spaltend, durch die äussere plexiforme Schicht und bilden in ihr zusammen mit den Fortsätzen anderer Herkunft jenen dichten Plexus, von dem wir oben sprachen. Einige Dendriten dieser Art sind so lang, dass sie mehr als einen Dezimillimeter horizontal verlaufen. Die letzten Äste enden frei im Bereich der plexiformen Schicht, ohne jemals die Grenze der Glomeruli zu erreichen.

Bei der Beschreibung der plexiformen Schicht sagten wir, dass in ihr gewisse kleine Zellen liegen, die wir zur besseren Kennzeichnung

Büschelzellen nannten, weil sie das gemeinsame Charakteristikum einer starken, peripheren Dendrite besitzen, deren Büschel ebenfalls, wie der Schaft der Mitralzellen, in die Schicht der Glomeruli reicht. In Fig. 1 stellen wir einige dieser Zellen dar, welche man mit Rücksicht auf ihre Lage unterscheiden kann in innere (*c*), die in der plexiformen Schicht bleiben; äussere (*b*), welche an der peripheren Grenze dieser und bis in der Nachbarschaft der Glomeruli sich befinden; und interstitielle, zwischen den Glomerulis selbst, inmitten der Formation der oberflächlichen Körner befindlich (Fig. 1, *a*). Der Umfang dieser Zellen nimmt von innen nach aussen ab, sodass die in der Nähe der Mitralzellen gelegenen fast so gross sind wie diese, während die interstitiellen oder interglomerulären die kleineren sind (Fig. 1 *a*). Alle diese Zellen, deren Gestalt eiförmig, spindelförmig oder dreieckig ist, besitzen neben dem erwähnten glomerulären Schaft eine, zwei oder drei in der plexiformen Schicht verzweigte Dendriten und einen dünnen, centralen Axencylinder, welcher die tiefen Schichten des Bulbus erreicht, um nach einer Biegung in eine Markfaser der Körnerschicht sich fortzusetzen. Die Nissl-Präparate zeigen, dass das Protoplasma der Büschelzellen, besonders das der äusseren, grosse Chromatinspindeln enthält, welche sich oft längs der Hauptdendrite erstrecken.

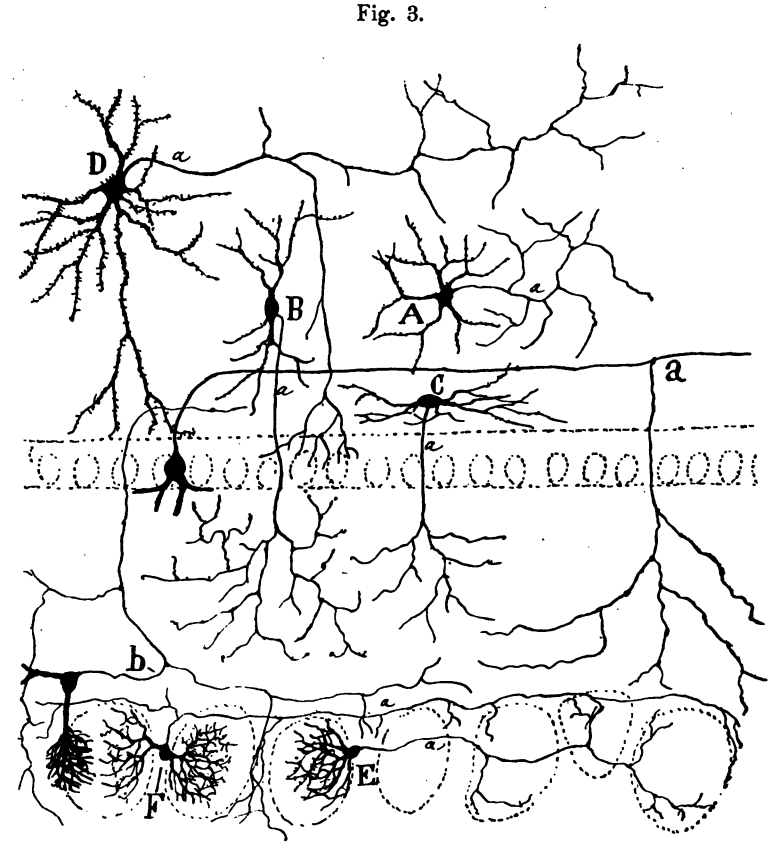
5. Innere plexiforme Schicht oder Schicht der Nervencollateralen. — Nach innen von der Reihe der Mitralzellen beobachtet man eine schmale, plexiforme zellenarme Schicht, in welcher die Mehrzahl der Collateralen des Axencylinders der Büschelzellen und gewisse centrifugale Nervenverzweigungen sich kreuzen. Von ihrer Zusammensetzung werden wir später sprechen.

6. Schicht der Körner und der Bündel weisser Substanz. — Nach innen von vorstehender Schicht beginnt ein breites Gebiet, das sich bis in die Nähe des Ependyms ausdehnt und in welchem man auf den ersten Blick zwei Theile unterscheiden kann: die Körner oder kleinen spindelförmigen und kugligen Zellen des Bulbus und die concentrischen Bündel weisser Substanz.

a) Körner. — Golgi lenkte zuerst die Aufmerksamkeit der Neurologen auf die Existenz einiger kleiner Zellen im Bulbus olfactorius, welche einen eiförmigen, spindelförmigen oder dreieckigen, radiär ge-

richteten Körper besitzen; der letztere ist mit mannigfaltigen peripheren und einem centralen dendritischen Fortsatz versehen, von denen keiner die Eigenschaft des Axencylinders besitzt. Ich habe das Fehlen des

Fig. 3.



Zellen mit kurzem Axencylinder des Bulbus olfactorius. Ein nach meinen und Blanes' Zeichnungen arrangiertes Schema.

A, Golgische Zelle; *B*, Zelle mit peripherem Axencylinder; *C*, spindelförmige, horizontale Zelle der inneren plexiformen Schicht; *D*, Zelle mit horizontalem Axencylinder; *E* und *F*, periglomeruläre Nervenzellen; *a*, periphere Collaterale des Axencylinders einer Mitralzelle; *b*, Collaterale des Axencylinders einer Büschelzelle.

Axencylinders bestätigt (wegen dieses Mangels lassen sich die Körner mit den Spongioblasten oder den amakrinen Zellen der Retina vergleichen) und nachgewiesen, dass der periphere Fortsatz dieser Zellen eine

unveränderliche Richtung und Verbindung besitzt, indem er sich constant zur plexiformen Schicht hinwendet, wo er mit einem Büschel stark stachliger, mit den secundären, aus den Mitralzellen hervorgehenden Dendriten in Contact befindlicher Äste endet (Fig. 2, *J*).

Kürzlich hat Blanes nicht nur diese Ansicht befestigt, sondern auch die Behauptung Köllikers glänzend widerlegt, der auf Grund der Ähnlichkeit, welche in ihren embryonären Phasen diese Körner mit den Epithel- oder Ependymzellen haben, sie für eine Varietät von Neurogliazellen hielt.

Es ist in der That, wie Blanes versichert, unmöglich, die Körner mit Neurogliazellen zu verwechseln, wenn man sich folgende Fakta gegenwärtig hält:

1. Die Ehrlich'sche Methode, welche niemals die Neuroglia färbt, thut dies in vollkommener Weise bei den Körnern des Bulbus olfactorius.

2. Der Körper der Körner ist glatt, sehr klein und seine sehr langen Fortsätze scheinen mit feinen, kurzen Stacheln bedeckt, während der Körper der Neuroglia- oder dislocirten Epithelialzelle gross und reich an Protoplasma und mit unzähligen langen, gekräuselten Fortsätzen versehen ist.

3. Die Körner haben das gleiche oder fast gleiche Aussehen bei allen Vertebraten, auch bei jenen, wo eigentliche Neurogliazellen nicht existiren und die Epithel- oder Ependymzellen des Bulbärventrikels die einzige Stützsubstanz bilden*).

4. Bezüglich der Textur des Kerns weichen die Körner von den Neurogliazellen ab. Anstatt wie diese einen blassen, mit einem peripheren Chromatinnetz versehenen Kern zu besitzen, haben sie einen dunklen Kern, dessen Chromatin sich zu einem starken, centralen, von zwei oder mehr grossen Kernchen besetzten Netz anordnet.

Auch wenn Körner vereinzelt in den Spalten der weissen Substanz oder in der inneren plexiformen Schicht sich zeigen, bildet ihre Mehrzahl Reihen, Inseln oder Gruppen, die von einander durch Bündel

*) Das Fehlen des Axencylinders ist ein von allen Autoren beobachtetes Merkmal. Hill jedoch wagt dieser Ansicht zu widersprechen, ein Irrthum, der von Blanes gänzlich widerlegt worden ist. Siehe Hill, Notes on granules, Brain, 1897.

weisser Substanz getrennt sind (Fig. 1, 6). Oberhalb der Mitralzellen befindet sich eine starke Schicht von Körnern, wie aus Nissl-Präparaten ersichtlich (Fig. 1, 4).

Von den polaren Dendriten oder Fortsätzen der Körner ist der äussere, fast immer einzeln vorhandene, dick und zieht, wie wir schon gesagt haben, in die äussere, plexiforme Schicht, während der innere, häufig doppelte oder dreifache, dünner und kürzer ist und sich alsbald in ein an Endästen armes Büschel in den Spalten der Nervenfasern (Fig. 2, *I*, *J*) auflöst.

Die absolute Constanz der Verbindungen des Endbüschels des peripheren Fortsatzes der Körner mit dem Plexus horizontaler aus den Mitralzellen hervorgehender Dendriten in der äusseren plexiformen Schicht, lässt erkennen, dass die Körner, deren Körper und innere Äste sich mit centrifugalen Fasern verbinden, eine bestimmte Erregung auf die erwähnten Mitralzellen übertragen. Der periphere Fortsatz dürfte, wenn auch nicht morphologisch, so doch dynamisch, einen funktionellen Fortsatz darstellen, weil der Nervenstrom in ihm im cellulifugalen Sinne verläuft, wie in den eigentlichen Axencylindern.

Nervenzellen mit kurzem Axencylinder. — Hier und da verstreut finden sich in der in Rede stehenden Schicht einige stern- oder spindelförmige Nervenzellen, die grösser sind als die Körner und mit Rücksicht auf den Axencylinder in drei Kategorien eingetheilt werden können: 1. Golgi'sche Zellen, d. h. grosse Sternzellen, die dieser Autor zuerst beschrieben hat, mit divergirenden, in der Körnerschicht vertheilten Dendriten versehen und mit einem Axencylinder, der sich alsbald verzweigt und in dem intergranularen Nervenplexus endet (Fig. 3, *A*); 2. Cajalsche Zellen, von van Gehuchten und Blanes so genannt, im peripheren Drittel der Körnerbildung liegend und charakterisirt durch einen Axencylinder, der constant gegen die Oberfläche gerichtet ist und sich in der äusseren plexiformen Schicht in eine dichte, die Dendriten der Mitralzellen eng umgebende Verzweigung auflöst (*B*). Blanes, der ebenfalls diese beiden Zellarten gefärbt hat, giebt noch das Vorhandensein einer Varietät an, welche durch ihren bedeutenden Umfang, die grosse Zahl von stachligen Dendriten und besonders die Länge des Axencylinders charakterisirt ist. Letzterer verläuft mehr weniger

horizontal und verzweigt sich in einem sehr ausgedehnten Gebiet der Körnerschicht (Fig. 3, *D*). Diese Zellen, von van Gehuchten schon zum Theil gesehen, können also als intrabulbäre Associationselemente (für grosse Entfernungen) betrachtet werden.

In Fig. 3 stellen wir einige schematisirte Zellen mit kurzem Axencylinder dar, welche meinen und Blanes'schen Präparaten von der Rinde einer 15 tägigen Maus entnommen sind. Der Typus mit peripherem, zwischen den Mitralzellen und in der äusseren plexiformen Schicht verzweigten Axencylinder befindet sich bei *B*; doch giebt es noch einen anderen Typus, den ich kürzlich in dieser Schicht entdeckt habe; derselbe ist horizontal und spindelförmig und mit Dendriten versehen, die vorwiegend der Schicht parallel sind, sowie mit einem radiären Axencylinder, welcher die Reihe der Mitralzellen kreuzt und sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigt (Fig. 3, *C*).

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir endlich, dass in der Körnerschicht, nicht constant, dislocirte Mitralzellen anzutreffen sind, welche van Gehuchten angegeben und Blanes genau studiert hat.

Nervenplexus. — Zwischen den Gruppen der Körner beobachtet man Bündelchen von markhaltigen und marklosen Fasern, welche ein complicirtes Gewebe bilden, in dem die von vorn nach hinten gerichteten Fasern vorwiegen. Die Analyse dieses Geflechts ist sehr schwierig, vor allem in Weigert-Pal-Präparaten, in welchen nur die Markfasern gefärbt erscheinen und keine Verzweigungen zu sehen sind. Glücklicherweise lassen sich in Ehrlich-Präparaten und noch besser in Chromsilber-Schnitten Verlauf und Verzweigungen der Tuben erwähnter Bündel verfolgen. Und zwar sind zwei Kategorien zu unterscheiden:

1. Dicke Markfasern, sich in die Axencylinder der Mitralzellen fortsetzend. — Diese Tuben kreuzen, ohne Collateralen auszusenden, die innere oder tiefe plexiforme Schicht und wenden sich, bei den Bündeln der weissen Substanz angelangt, im Bogen von vorn nach hinten. Auf diesem horizontalen Verlauf geben sie, wie P. Ramón entdeckte und ich, van Gehuchten und Kölliker bestätigten, einige Collateralen ab, die zur Verzweigung in der plexiformen Schicht bestimmt sind, d. h. in dem nach aussen von den Mitralzellen gelegenen Plexus (Fig. 2, *h*). Da in diesem Plexus der protoplasmatische Haupt-

faktor von den accessorischen Dendriten der Mitralzellen repräsentirt wird, so ist anzunehmen, dass die erwähnten rückläufigen Collateralen einen Theil des in den Glomerulis auftretenden Stromes zu mehr weniger entfernt gelegenen Mitralzellen leiten, wodurch die Leitung sich jedesmal diffuser gestaltet, d. h. sich, je tiefer gelangend, einer um so grösseren Zahl von Conduktoren mittheilt (Stromschwellung).

2. Dünne Markfasern. — Sie bilden die Fortsetzung des Axencylinders der mittleren und peripheren Büschelzellen. Diese Axencylinder kreuzen die Schicht der Mitralzellen, senden beim Durchgang durch die innere plexiforme Schicht zwei oder drei feine parallel gerichtete Collateralen aus, wenden sich beim Herantritt an die Bündel der weissen Substanz ebenfalls von vorn nach hinten und setzen sich in die zarteren Markfasern derselben fort. Oft entspringt an der Biegungsstelle der Axencylinder eine Collaterale, welche in entgegengesetzter Richtung verläuft (Fig. 2, *d*, *g*).

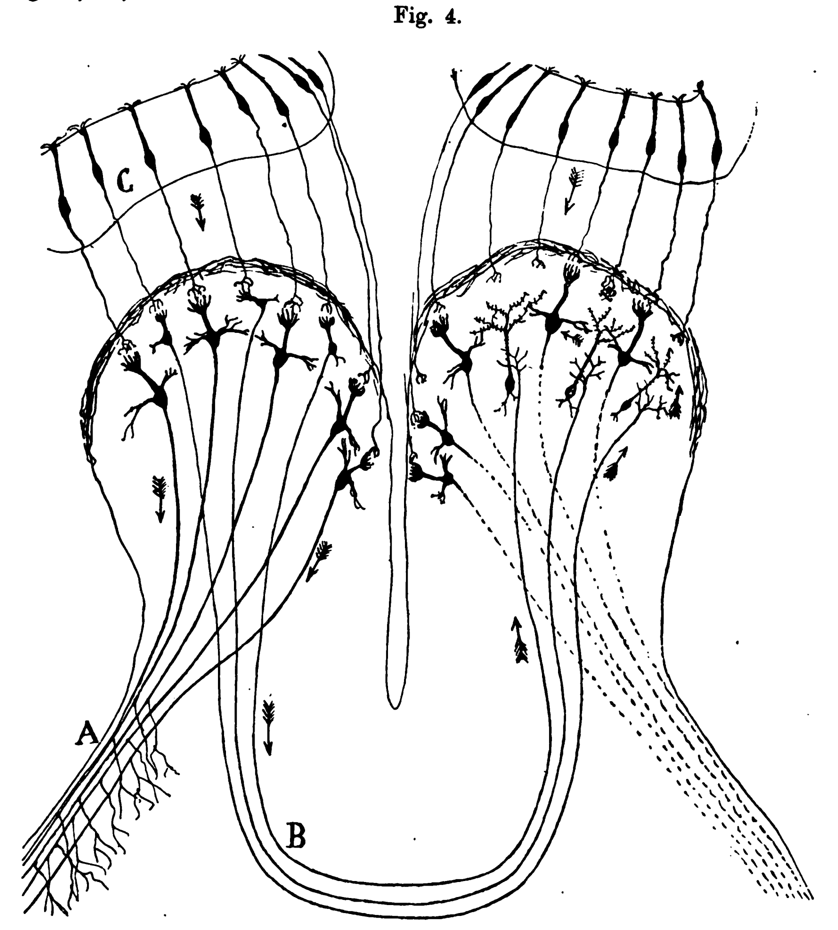
Die Vereinigung der Collateralen der Axencylinder der Büschelzellen bringt in der inneren plexiformen Schicht ein äusserst dichtes und verwickeltes Flechtwerk zu stande, reicher als irgend eine andere Gegend des Bulbus olfactorius an marklosen Nervenfasern. (Fig. 2, *D*).

An diesem Plexus nehmen Theil (ausser den erwähnten Collateralen) die peripheren Nervenverzweigungen der Zellen mit kurzem Axencylinder, zahlreiche feine centrifugale Fasern und alle die stark stachligen Schäfte des radiären Fortsatzes der Körner, welche hier eine Art dichte Pallisade bilden.

Bei dieser Zusammensetzung und da in der inneren plexiformen Schicht keine von den Mitralzellen stammenden tiefen Dendriten existiren, ist es sehr wahrscheinlich, dass die erwähnten Nervencollateralen der Büschelzellen die Aufgabe haben, den Mitralzellen und den weiter entfernt liegenden Büschelzellen einen Theil des in den Glomerulis aufgenommenen Nervenstroms zuzuführen; jedoch ist, wohl verstanden, diese Verbindung keine direkte, sondern indirekte; sie vollzieht sich durch Vermittlung der Radiärschäfte der Körner, welche einerseits mit den erwähnten Collateralen, andererseits, d. h. im Niveau des Endbüschels, mit den Dendriten der Mitralzellen und Büschelzellen in Con-

takt treten. Auch können als Zwischenglied einige, allerdings seltene, in dieser Schicht selbst liegende Zellen mit kurzem Axencylinder dienen, welch' letzterer sich in der äusseren plexiformen Schicht verzweigt (Fig. 3, *C*).

Fig. 4.



Schema zur Demonstration des Verlaufs der Nervenströme im Bulbus.

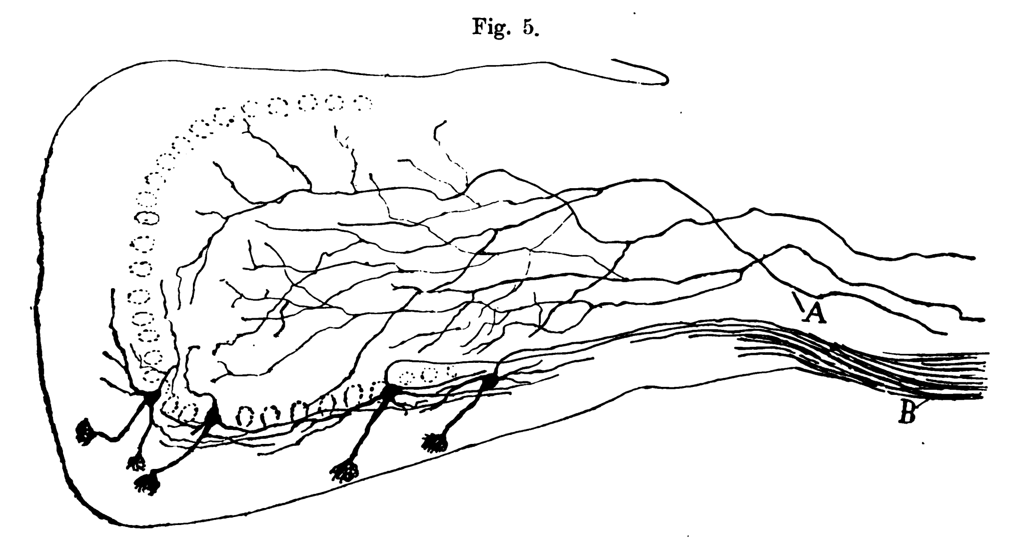
A, äussere Wurzel des Nervus olfactorius; *B*, Bulbärportion der vorderen Commissur; *C*, bipolare Riechzellen.

In der schematischen Fig. 4 ist der wahrscheinliche Verlauf der Nervenströme in den Mitral- und Büschelzellen, sowie in den centripetalen und centrifugalen Bahnen dargestellt.

3. Centrifugale Fasern. — Es giebt ihrer zwei Arten: starke und schwache.

a) Über die dicken centrifugalen Fasern, welche von mir im Bulbus der Katze und des Kaninchens entdeckt worden sind, habe ich erneute Untersuchungen bei der 8- bis 15tägigen Maus angestellt. Dieselben sind an ihrem Ursprung sehr stark, treten constant an seiner unteren

Fig. 5.



Bulbus olfactorius der wenige Tage alten Maus. — Sagittalschnitt.

A, dicke Fasern, welche aus dem unteren Theil des Gehirns (vielleicht der Rinde des Tractus) kommen. Jede von ihnen giebt eine Unzahl von Ästen an die Körnerschicht ab.

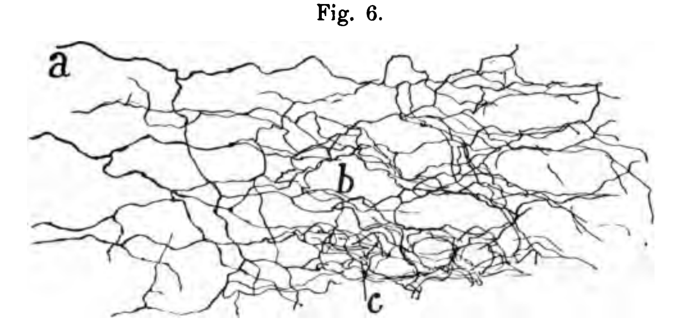
Fläche in den Bulbus olfactorius, wie wenn sie aus der Sphenoidalrinde oder aus derjenigen des Tractus olfactorius kämen. Sobald sie an die Körnerschicht gelangen, theilen sie sich wiederholt und bilden auf diese Weise eine über einen grossen Theil des Bulbus sich erstreckende Verzweigung.

In Fig. 5, *A*, sind einige Fasern dieser Art, so wie sie sich bei der wenige Tage alten Maus zeigen, dargestellt. Man sieht, dass die secundären Verzweigungen auf die Schicht der Körner beschränkt bleiben, ohne dass eine von ihnen die Grenze der Mitralzellen überschreitet. Die letzten Ästchen bilden dichte Geflechte an der Wand

der weissen Substanz, wohin sich die inneren Fortsätze der Körner erstrecken. Bei den älteren Thieren complizieren sich diese Endplexus und nehmen an einigen Stellen den Charakter von pericellulären Nestern an (Fig. 6). Im Allgemeinen bevorzugen diese Ästchen nicht die Pleyaden der Körner, sondern die Nachbarschaft dieser und die intergranulären Streifen. Es ist möglich, dass einige isolirte pericelluläre Plexus, welche innerhalb dieser Streifen zu Tage treten, zu Sternzellen mit peripherem Axencylinder gehören.

Der Umstand, dass die erwähnten Fasern niemals bis in die äussere plexiforme Schicht reichen, wo das Büschel der Körner endet;

Fig. 6.



Plexus, gebildet von den dicken centrifugalen Fasern in den intergranulären Räumen.

a, zuführende Faser; *b*, Pleyade von Körnern; *c*, pericelluläre Nester.

die Thatsache, dass ihre Verzweigungen die centralen Schichten bevorzugen, wo sich fast ausschliesslich die inneren Fortsätze genannter Zellen verästeln, lassen uns annehmen, dass die hauptsächliche Verbindung, wenn nicht die ausschliessliche, zwischen centrifugalen Fasern und Körnern sich im Niveau der inneren oder centralen Dendriten derselben vollzieht.

Auf diese Weise würden die Körner zwei Hauptapparate für die Stromaufnahme besitzen: die inneren Dendriten in Verbindung mit den dicken centrifugalen Fasern, und den Radiärschaft in Verbindung mit den Collateralen der Büschelzellen und vielleicht auch mit den feinen, centrifugalen Fasern oder den Commissuralfasern, von welchen wir bald sprechen werden. Das periphere Büschel dürfte das Stromabgabeorgan sein und mit den Dendriten der Mitral- und Büschelzellen in Contakt treten.

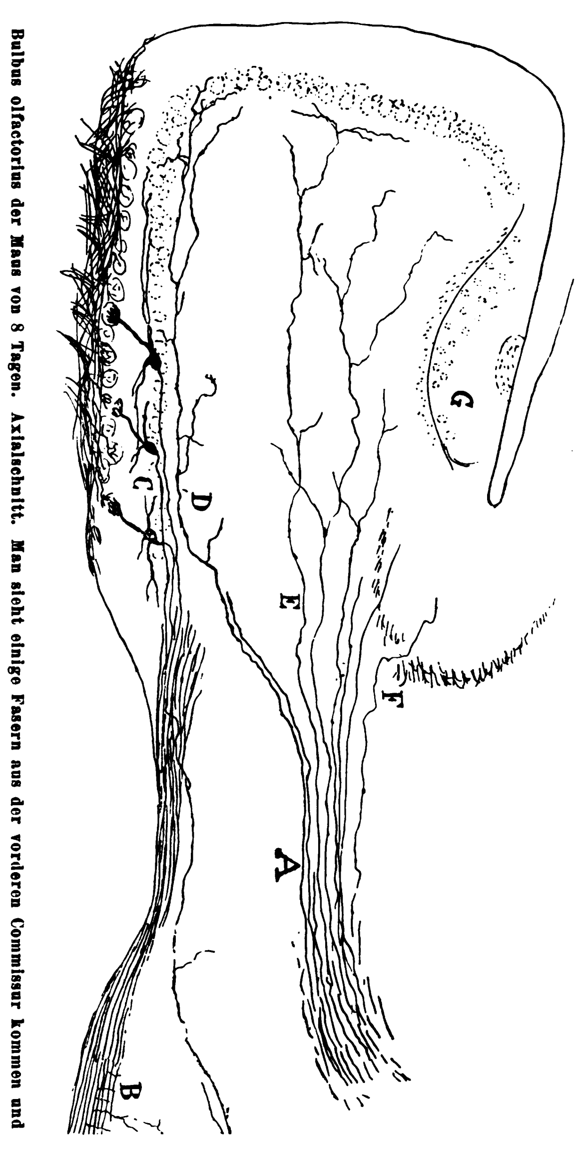
Der Ursprung der dicken centrifugalen Fasern, ebenso ihre funktionelle Bedeutung sind unbekannt. Der gegenwärtige Stand unseres Wissens berechtigt nur zu der Vermuthung, dass durch sie die Sphenoidalgegend des Gehirns oder ein anderer unbestimmter Bezirk Nervenströme zum Bulbus sendet, welche zuerst die Körner passiren und schiesslich in die Büschelzellen sich ergiessen. Diese centrifugalen Impulse, deren sich Duval[13]) und Manoumelian[14]) in so ingeniöser Weise für ihre Hypothese der nervi nervorum bedienten, könnten in den Glomerulis eine für den regelmässigen Ablauf des Leitungsmechanismus unerlässliche Rolle spielen.

Die erwähnten centrifugalen Fasern lassen sich mit den aus der vorderen Commissur gekommenen aus drei Gründen nicht zusammenbringen: 1. Die Fasern der Commissur besitzen einen viel kleineren Durchmesser als die centrifugalen Fasern. 2. Niemals entstehen letztere aus dem für den Bulbus olfactorius bestimmten Bündel von Commissurenfasern. In der That, während die centrifugalen sich oberflächlich wenden und der plexiformen Schicht der Rinde des Tractus olfactorius nähern (Fig. 5, *A*), entspringen die commissuralen constant aus einem centralen Paket, dessen Elemente fächerförmig auseinandertreten und sich über den ganzen Bulbus verbreiten. 3. Die Commissuralfasern sind sehr zahlreich und leicht zu färben, während die dicken centrifugalen spärlich sind und das Chromsilber schlecht annehmen.

b) Dünne centrifugale oder Commissuralfasern. — Ausser den Verzweigungen der dicken centrifugalen Fasern beherbergen die fibrillären Bänder der Körnerschicht eine grosse Zahl dünner, ungetheilter oder wenig verzweigter Fasern. Die ungetheilten sind centripetal und setzen sich wahrscheinlich in die Axencylinder der mittleren und peripheren Büschelzellen fort; die verzweigten sind centrifugal und verlängern sich wahrscheinlich in aus der vorderen Commissur kommende Markfasern (Fig. 7, *E*).

Diese Fortsetzung in das Commissurbündel ist an den sagittalen, vertikalen und horizontalen Schnitten durch das Gehirn der wenige Tage alten Maus leicht zu beobachten. Wie aus Fig. 7 ersichtlich, dringt der Commissuralstrang in den Bulbus nach aussen und unten vom Ventrikel und nimmt die Gestalt eines compakten starken Bündels an, das

Fig. 7.



Bulbus olfactorius der Maus von 8 Tagen. Axialschnitt. Man sieht einige Fasern aus der vorderen Commissur kommen und sich zwischen den Körnern verzweigen.

A, vordere Commissur, *B*, äussere Wurzel des Bulbus olfactorius; *C*, Schicht der Mitralzellen; *D*, Faser, die in der inneren plexiformen Schicht verzweigt ist; *E*, verzweigte Commissuralfaser; *G*, accessorischer Lobulus olfactivus; *F*, Commissuralen, welche aus der Rinde des Bulbusfusses zu kommen scheinen.

aus dünnen Fasern besteht. Wo die Glomeruli beginnen, scheint das Bündel sich schon fächerförmig zu theilen und zwei Hauptausstrahlungen zu bilden: eine innere zarte, die für die innere Bulbärregion bestimmt ist, und eine äussere dicke, welche sich über den grössten Theil des Bulbus ausdehnt. In ihrem Verlauf nach vorn erreichen diese Fasern die Bündel der weissen Substanz und erzeugen einen bis zur Schicht der Mitralzellen sich erstreckenden complizirten Plexus.

Von allen diesen Bahnen bieten die centripetalen keine Verzweigung; die centrifugalen indess spalten sich wiederholt; sie nähern sich der inneren plexiformen Schicht und bilden in ihr ein sehr dichtes Netz. Kölliker, der letzteres bereits bei der Katze gesehen zu haben scheint, meint, dass seine Fasern die äussere plexiforme Schicht erreichen und in ihr auf unbekannte Weise, vielleicht in der Umgebung der Mitralzellen enden. Ohne leugnen zu wollen, dass einige Äste bis zu dieser Schicht kommen, und in Anbetracht dessen, dass eine rückläufige Collaterale der Mitralzellen-Axencylinder leicht mit den erwähnten Commissuralfasern zu verwechseln ist, glaube ich, dass die Mehrzahl dieser sich in der inneren plexiformen Schicht und der Schicht der Mitralzellen verzweigt.

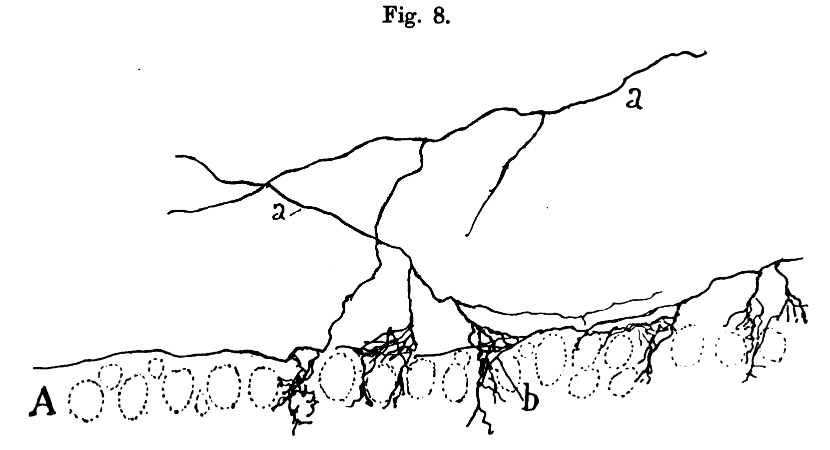
Ich halte es, wenn auch nicht für sicher, so doch für möglich, dass gewisse, mittelst Nervenfasernester in der Schicht der Mitralzellen endende Fasern, welche in meinen frischen Präparaten des Bulbus der zwanzigtägigen Katze zu Tage traten, die Endigung eines Theils der Commissuralfasern darstellen. Wie man in Fig. 8 sehen kann, verlaufen diese Fasern parallel zu den Mitralzellen und senden in Abständen einige kurze Ästchen aus. Diese letzteren lösen sich in ein Netz oder einen Endplexus auf, welcher einen Theil des Körpers jener Zellen zu umfassen scheint.

Bei der Maus fand ich ebenfalls (Fig. 7, *D*) analoge Fasern, welche in, zwischen und über den Mitralzellen verzweigte Collateralen sich auflösen, jedoch ist hier die nesterweise Verzweigung nicht sichtbar, ohne Zweifel deshalb, weil bei dem neugeborenen Thiere diese Verhältnisse noch nicht entwickelt sind.

Wenn diese Behauptung sich bestätigt, so würde daraus folgen, dass die aus dem Axencylinder der kleinen Büschelzellen der entgegen-

gesetzten Seite stammenden Commissuralfasern ihre Erregung auf d Schäfte der Körner und vielleicht sogar auf den Körper der Mitralzell übertragen würden. Da indess der Schaft der Körner schliesslich de Strom zu den Dendriten der Mitral- und Büschelzellen leiten wird, würde diese indirekte, durch Vermittlung der Körner geschaffene Ve bindung einer direkten, zwischen commissuralen Endverzweigungen un grossen und kleinen Mitral- oder Büschelzellen bestehenden Verbindun gleichkommen.

Fig. 8.



Intercelluläre Nervenverzweigungen der Mitralzellenschicht. Bulbus der Katze von 20 Tagen *A*, Schicht der Mitralzellen; *a*, zuführende Faser; *b*, Nester.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass, für uns, die vorde Commissur in ihrem vorderen Theil positiv aus den Zellen des ein Bulbus hervorgeht und zwischen denen des anderseitigen endet. W können jedoch nicht die Ansicht Löwenthals[15]) theilen, dass erwäh Bahn im Lobulus olfactorius, und nicht im Bulbus entspringt. Den Gru für dieses scheinbare Verhalten, nämlich dass, wenn bei Abtragung des Bulbus der Lobulus nicht betheiligt ist, die Degeneration in vorderen Commissur fehlt, — halten wir ebenfalls für einen Irrthu zumal wir, so oft wir beim Kaninchen vordere Portionen vom Bull unter Vermeidung einer Verletzung des Pedunculus bulbaris getrennt hab mittelst der Marchi'schen Methode Degenerationen entdeckten, sow im vorderen Theil der Commissur wie in der Schicht der Körner

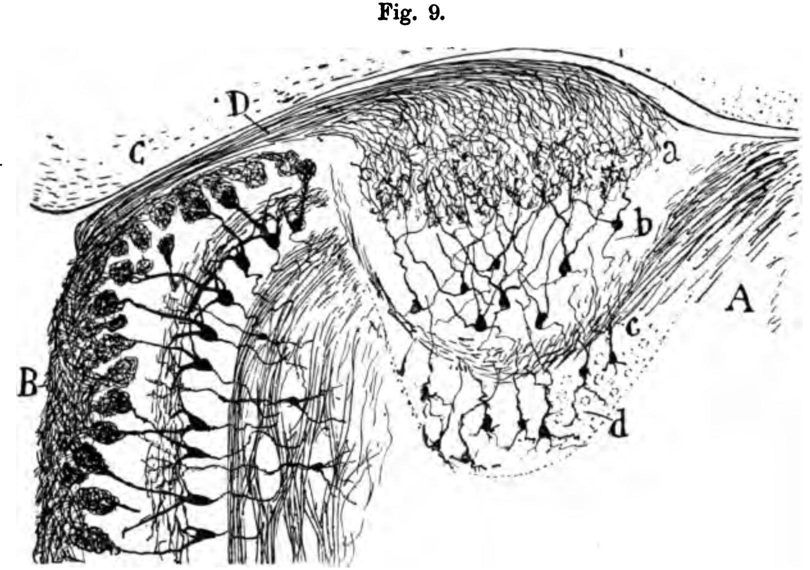
anderseitigen Bulbus. Auch Probst[16]), welcher kürzlich mit der Marchischen Methode gearbeitet hat, behauptet, dass der Riechtheil der Commissur direkt aus dem anderseitigen Bulbus stammt.

7. Epitheliale Schicht. — Zur Vervollständigung unserer Übersicht über die Struktur des Bulbus bedarf es nur noch der Angabe, dass in der Axe dieses Organs ein ventriculärer Raum existirt, dessen Wände, fast in ihrer ganzen Ausdehnung mit einander verklebt, von verschiedenen Reihen langer Ependymzellen gebildet werden. Die radiären Fortsätze der letzteren sind sehr lang und enden nach der Darstellung von Blanes mit Büscheln und complicirten Verzweigungen in den Plexus der Körnerschicht. Neben diesen Epithelfortsätzen enthält die Körnerschicht aber noch in der Nachbarschaft des Ependyms eine grosse Zahl von dislocirten Ependymelementen, deren Körper sich nach der Peripherie zurückgezogen, jedoch den radiären Fortsatz und seine Endbüschel behalten hat.

Lobulus olfactorius accessorius. — Untersucht man sagittale Schnitte durch den Bulbus einer Maus, eines Kaninchens oder Meerschweinchens, so beobachtet man am oberen Rande dieses Organs einen schon von Ganser und Kölliker erwähnten Herd von halbmondförmigem Umriss. Ich habe seine Struktur kürzlich untersucht[17]); er empfängt ein besonderes Bündel von Riechfasern, welche quer verlaufen und mit kurzen dicken, wenig ausgedehnten Verzweigungen enden. Unterhalb der Glomeruli befinden sich nicht Mitralzellen, sondern dreieckige oder sternförmige Elemente von mittlerem oder geringem Umfange, welche nach Art der Mitralzellen bei den Vögeln mannigfache periphere zarte Dendriten aussenden, die in ebenso vielen schwachen, faserarmen Büscheln enden. Der Axencylinder dieser Zellen endet in einer darunterliegenden Schicht weisser Substanz, welche, wie es in den Horizontalschnitten des Bulbus den Anschein hat, ihre Bestandtheile vorzugsweise in die äussere Riechwurzel sendet (Fig. 9, *A*). — Als zu jenem Herd gehörig existirt unterhalb dieser zarten Schicht weisser Substanz eine besondere Pleyade von sehr feinen Körnern mit peripherem Büschel, das zarter ist als bei den gewöhnlichen. Ausserdem zeigen noch weiter in der Tiefe Nissl-Präparate eine Gruppe voluminöser Neurone, deren Eigenthümlichkeiten wir nicht feststellen konnten.

Die Bedeutung dieses Riechganglions lässt sich gegenwärtig nicht bestimmen; seine Struktur, feiner und zarter als im übrigen Bulbus, erinnert an diejenige der Fossa centralis retinae. Der Umstand, dass es, ohne Übergänge, von der Rinde des Bulbus vollständig getrennt ist,

Fig. 9.



Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius der 20tägigen Maus.

A, accessorischer Lobulus olfactivus; *B*, gewöhnliche Riechrinde (innere Seite des Bulbus); *C*, Spitze des Gehirns; *D*, Nervenzug, der im Lobulus accessorius endet; *a*, Schicht der Glomeruli; *b*, mit den Riechfasern in Verbindung stehende Zellen; *c*, Schicht der Nervenfasern; *d*, Körner des genannten Centrums.

dass es ein besonderes, von der Mittellinie her kommendes Olfactorius-Nervenbündel empfängt, dass es eine etwas eigenartige Textur besitzt, giebt der Vermuthung Raum, dass dieser Herd den Zweck hat irgend eine besondere Art von Riecheindrücken zu sammeln. Morphologisch stellt er vielleicht den äusseren und hinteren Focus olfactivus der Batrachier und Reptilien dar.

II. Capitel.

SECUNDÄRE RIECHSTATIONEN.

Wie wir eben sahen, befindet sich der erste Sammelpunkt für die Riecheindrücke in den Glomerulis, dem Ausgangspunkt der von den Mitralzellen repräsentirten Bahn.

Die Axencylinder dieser centralen Neurone verlaufen nach hinten und bilden verschiedene Züge, welche den Pedunculus des Bulbus olfactorius erreichen, in dessen oberflächlicher oder molekulärer Schicht sie sich concentriren. Der bedeutendere dieser Züge, derjenige, welcher die grosse Mehrzahl der Mitralaxencylinder vereinigt, ist der an der äusseren und unteren Seite des Pedunculus olfactorius gelegene, d. h. die äussere Wurzel der Autoren. Die Horizontalschnitte zeigen deutlich, dass von allen Bulbärregionen Mitralfasern zu dieser Wurzel ziehen, die der äusseren Bulbusseite direkt, die des oberen, unteren und inneren Randes in schräger oder querer Richtung.

Es existiren jedoch noch andere, accessorische Züge.

Einer von diesen, den wir als obere Wurzel bezeichnen wollen, entsteht am oberen Rande des Pedunculus lobuli olfactorii und endet in der Nähe der Frontalspitze des Gehirns.

Einen anderen, weniger deutlichen beobachtet man an dem unteren inneren Rande des Pedunculus, er endet anscheinend im Tuberculum olfactorium. Dies ist die mittlere Wurzel der Autoren. Alle diese Züge erscheinen nicht immer deutlich abgegrenzt. In Wirklichkeit sind sie nichts Anderes als Theile der oberflächlichen fibrillären Kapsel, welche den Pedunculus bulbaris umgiebt und an einer Stelle eine beträchtliche Verdickung und Concentration (die sogen. äussere Wurzel) erfährt.

Neben diesen oberflächlichen, durch die Vereinigung der Axencylinder der Mitralzellen gebildeten Bahnen giebt es aber noch eine centrale, welche wir schon berührten. Dieses System von dünnen, in der Axe des Bulbus liegenden Fasern entsteht aus der Vereinigung der zarten Axencylinder der Büschelzellen (nicht der mitralen), der kleinen, mittleren und grossen.

Hauptzug oder äussere Wurzel des Bulbus olfactorius.

Diese Wurzel ist ein weisser, starker, dreieckiger Strang, der zunächst längs der äusseren und unteren Seite des Pedunculus des Bulbus olfactorius verläuft, dann in der Richtung von vorn nach hinten und etwas schräg nach aussen den unteren Rand des Lobulus frontalis kreuzt und zuletzt sich in die plexiforme oder oberflächliche Schicht des Lobulus pyriformis der Thiere oder des Gyrus hippocampi beim Menschen versenkt, welche er von vorn nach hinten durchläuft. Auf dieser langen Strecke verschmälern sich die anfangs dicken Fasern dieser Wurzel allmählich und begeben sich im Niveau der Sphenoidalrinde in die äussere Hälfte des Lobulus pyriformis und besonders in die Nähe des Sulcus externus oder der Grenze zwischen diesem Lobulus und dem übrigen Theil der Hirnrinde (Fissura limbica oder rhinalis der Autoren).

Die Fortsetzung der Fasern der äusseren Wurzel in die Nervenzellen des Bulbus, von Gudden, Ganser, Golgi und Anderen vermuthet, ist von mir im Bulbus kleiner Säugethiere aufs Bestimmteste nachgewiesen worden, ebenso von van Gehuchten, Retzius, Calleja und Kölliker. In Fig. 6, *B*, von der neugeborenen Maus stammend, tritt dieser Zusammenhang deutlich zu Tage. Auch Löwenthal[18]) hat mit der Marchischen Methode diese heute unbestrittene Thatsache bestätigt.

In ihrem sehr langen Verlauf von vorn nach hinten sendet die äussere Radix olfactoria eine grosse Zahl von in rechtem oder spitzem Winkel entsprossenen Collateralen aus, welche in der plexiformen Schicht der darunter gelegenen Bulbär- oder Gehirnrinde sich verzweigen. Die letzten Äste, ausserordentlich dünn, verlieren sich in der Sphenoidalrinde, senden ebenfalls Collateralen aus und enden, wie diese, mit varikösen, langen, über die ganze plexiforme Schicht sich erstreckenden Fasern. In manchen Fällen sahen wir einige dislocirte Wurzelfasern,

d. h. von der oberflächlichen Lage losgesprengte, welche durch die zweite Schicht der Sphenoidalrinde in grossen Krümmungen und Windungen verlaufen. Unterwegs geben sie Collateralen an die tiefen Schichten ab. Die Existenz dieser dislocirten Wurzelfasern, welche sich bei der Katze relativ leicht färben lassen, erklärt die von Löwenthal angegebene Thatsache, dass sich nach Exstirpation eines Lobulus olfactorius secundäre Degenerationen in der zweiten Schicht (oder tiefer) der von der äusseren Wurzel bedeckten Rinde finden.

Die Collateralen der äusseren Wurzel, welche einen der intricatesten Plexus der Nervencentren bilden, wurden von mir[19]) im Gehirn der Maus entdeckt. Später gab Calleja[20]) davon eine sehr genaue, von Kölliker und Anderen bestätigte Beschreibung.

Eine interessante Thatsache ist die, dass diese Collateralen sich fast ausschliesslich in der Molecular- oder plexiformen Schicht der Frontal- und Sphenoidalrinde verzweigen, und da in dieser Schicht die Büschel der Pyramiden enden, so folgt daraus, dass die von der äusseren Wurzel zugeführte Riecherregung durch die Dendriten des Schaftes in die corticalen Zellen dringt, um sich auf den Körper und schliesslich auf den Axencylinder der Pyramiden weiterzuverbreiten.

Entgegen unseren früheren Annahmen stellt dieses Verhalten der sensorischen Endigungen kein für alle sensorischen Centren des Gehirns gültiges Gesetz dar, da unsere neuesten Forschungen[21]) zeigen, dass in anderen Gehirnbezirken, in dem motorischen und optischen, die centripetalen sensorischen Leitungen ihre Endverzweigung in tiefen Schichten der grauen Substanz localisiren (Schicht der Körner in der Sehrinde, Schicht der mittelgrossen Pyramiden in der motorischen).

Es sei bemerkt, dass auch in der Riechrinde nicht selten ebenfalls, wie Kölliker erkannte, einige der erwähnten Collateralen angetroffen werden, welche über die plexiforme Schicht hinaus nach abwärts steigen; diese langen Collateralen, bei Maus und Kaninchen selten, weniger spärlich bei der Katze und dem Hunde, verzweigen sich im Niveau des Körpers der kleinen Pyramiden oder oberflächlichen polymorphen Zellen.

Die graue Rinde, welche die Fasern der äusseren Wurzel aufnimmt, umfasst drei Regionen: den Pedunculus des Lobulus olfactorius, den Lo-

bulus frontalis und das äussere Territorium der Sphenoidalrinde. Diese drei Regionen besitzen im Grunde dieselbe Structur, wie Calleja in seiner ausgezeichneten Arbeit über dieses Thema ausgeführt hat. Jedoch existiren bezüglich der Sphenoidalrinde genügende Structurdifferenzen, um eine gesonderte Beschreibung dieser Gegend, als der hauptsächlichsten Secundärstation der Riecherregungen, zu rechtfertigen.

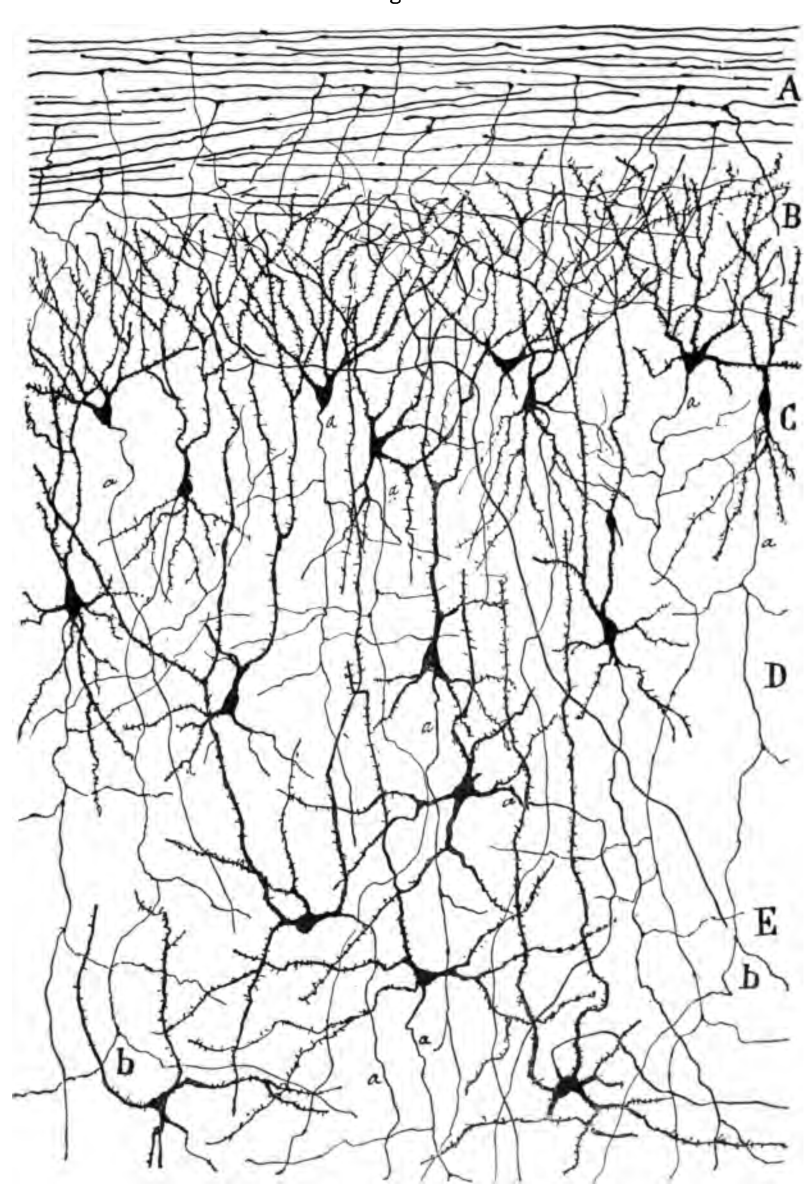
Structur der unter der äusseren Wurzel gelegenen Bulbärrinde und Frontalrinde. — Die Rinde des Tractus olfactorius und des von der äusseren Wurzel bedeckten Lobulus frontalis ist von Calleja genau studiert worden, der folgende Schichten unterscheidet: 1. fibrilläre Schicht oder Schicht der äusseren Wurzel; 2. moleculare oder plexiforme; 3. Schicht der kleinen und grossen Pyramiden; 4. der polymorphen Zellen; 5. der weissen Substanz.

1. Die fibrilläre Schicht ist nichts anderes als eine Masse von vorn nach hinten gerichteter Fasern der äusseren Wurzel. In dieser Schicht sind die unzähligen absteigenden Collateralen der schon erwähnten Olfactoriusfasern zu beachten und einige Endfasern, welche, wie Golgi erkannte und Calleja bestätigte, schräg durch die moleculare oder plexiforme Schicht abwärts verlaufen und sich verzweigen, aber nicht, wie der italienische Histologe glaubte, ein Netz bildend, sondern eine variköse und vollkommen freie, auf die zweite Schicht beschränkte Verästelung, wie der andere Autor nachwies.

2. Molecularschicht. — Sie besitzt einen aussergewöhnlichen Umfang und zeigt dieselbe Structur wie in den übrigen Rindengegenden, d. h. einen dichten Plexus, in welchen eintreten: die Büschel der Pyramiden, die Dendriten autochthoner horizontaler Zellen, bald mit kurzem, bald mit langem Axencylinder; die Nervenverzweigungen von aufsteigenden Martinottischen Fasern und endlich, wie schon bemerkt, die Collateralen und Endäste der Fasern der äusseren Wurzel.

3. Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. — Diese Schicht, welche vielleicht besser als Schicht der oberflächlichen polymorphen Zellen zu bezeichnen wäre, weil sie in Wirklichkeit sehr verschiedene Zellformen besitzt, bildet ein gewundenes und welliges, von den benachbarten Zonen deutlich abgegrenztes Band.

Fig. 10.



Rinde der Stirngegend, von der äusseren Wurzel bedeckt.

A, Schicht der Olfactoriusfasern; *B*, plexiforme Schicht; *C*, Schicht der polymorphen, oberflächlichen Zellen; *D*, Schicht der Pyramiden; *E*, tiefe, polymorphe Zellen; *b*, Bifurkation von Axencylindern.

Wie aus Fig. 10 ersichtlich, haben die oberflächlicheren Zellen derselben halbmondförmige, mitrale oder dreieckige Gestalt und pflegen, abwärtsgerichteter Dendriten entbehrend, vier oder mehr aufsteigende, in die Molecularschicht sich erstreckende Fortsätze zu besitzen. In den tieferen Ebenen jedoch nähern sie sich mehr der Form der Pyramiden und zeigen einen, sich alsbald in ein Endbüschel auflösenden Radiärschaft und eine Gruppe von absteigenden, zuweilen zu einem Bündel oder Pinsel vereinigten Dendriten.

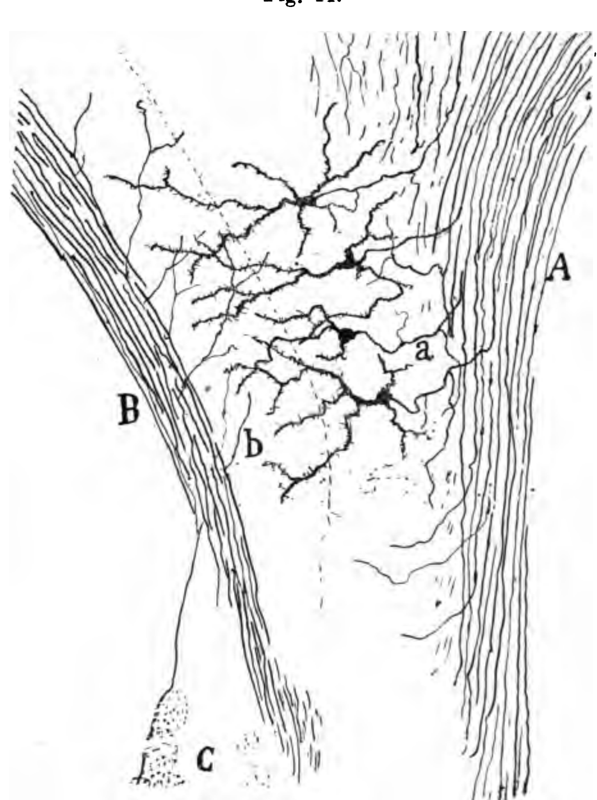
Bei allen diesen Zellen verläuft der Axencylinder nach abwärts und verliert sich in der weissen Substanz, nachdem er einige Collateralen ausgesandt hat. Letztere sind häufig in der tieferen Ebene dieser Schicht verzweigt, wo die grösseren Pyramiden liegen. Im Uebrigen ist die Configuration der Neurone genannter Schicht sehr variabel, sodass man selbst in den tieferen Ebenen zahlreiche dreieckige, stern- oder spindelförmige Zellen antreffen kann, obwohl sie niemals eine radiäre für die zweite Schicht bestimmte Dendrite vermissen lassen.

4. Schicht der polymorphen Zellen. — Sie besteht aus voluminösen Zellen, die oft grösser als die grossen Pyramiden der vorhergehenden Schicht und mannigfaltig gestaltet sind: sternförmig, dreieckig, spindelförmig, mitral u. s. w. Es fehlt bei ihnen auch jene typische radiäre Stellung; ihre Dendriten verlaufen nach allen Richtungen; einer der Fortsätze jedoch pflegt, nach verschiedenartigem Verlauf, nach aussen zu ziehen und die Molecularschicht zu erreichen. Der Axencylinder zieht abwärts, sendet einige Collateralen aus und tritt in die weisse Substanz. Bei einigen Zellen, gewöhnlich mittelgrossen und spindelförmigen, verläuft der Axencylinder aufwärts und verzweigt sich in der zweiten und dritten Schicht.

5. Schicht der weissen Substanz. — Sie hat plexiformes Aussehen und enthält hier und da eine polymorphe Zelle. Sie bildet die Vereinigungsstelle der Axencylinder der in den darübergelegenen Schichten befindlichen Zellen. Diese Fasern ordnen sich nicht wie in der typischen Rinde zu radiären Bündeln an, sondern bilden einen unregelmässigen, labyrinthischen Plexus. Aber trotz der Confusion und der Complicirtheit der Wege lässt sich feststellen, dass die Mehrzahl dieser Axencylinder, nach gewundenem Verlauf durch eben die Schicht der weissen Substanz,

das Corpus striatum erreicht und sich in eine Stabkranzfaser fortsetzt. Bedenkt man, dass fast alle diese Fasern eine, zwei oder mehr lange Collateralen im unteren Theile ihres Verlaufs abgeben, so erscheint die Annahme nicht gewagt, dass der feinere dieser Aeste für die vordere

Fig. 11.



Horizontalschnitt durch das Gehirn der 10 Tage alten Maus.

A, Schicht der Fasern der vorderen Commissur; *B*, äussere Wurzel; *C*, Ende des Bulbus olfactorius; *a*, gespaltene Axencylinder; *b*, plexiforme Schicht.

Commissur bestimmt ist. In Fig. 11, *a* zeigen wir auch Zellen der polymorphen Schicht, deren Axencylinder sich spalten, wobei der eine Ast, manchmal der dickere und hintere, zwischen den Fasern der Commissur sich verliert oder wenigstens in der fibrillären Schicht, aus

der diese hervorkommt, während der andere sich nach vorn wendet, vielleicht um sich in der Rinde des Pedunculus bulbaris zu verzweigen.

Resumé: Die Fasern oder Leiter zweiter Ordnung, welche der unter der äusseren Wurzel liegenden Bulbärrinde und Stirnrinde entstammen, folgen zwei Wegen: die einen, die Mehrzahl, wenden sich nach hinten in die Tiefe, um den Kopf des Corpus striatum zu erreichen und in den Stabkranz zu ziehen; die anderen verlaufen nach innen und hinten und treten in die vordere Commissur ein. Ich vermochte diese Leiter nicht genügend weit zu verfolgen, um sagen zu können, ob einige von ihnen das Ammonshorn erreichten.

Capitel III.

STRUCTUR DES GYRUS HIPPOCAMPI UND LOBULUS PYRIFORMIS.

Die Organisation dieser Gehirngegend interessirt uns in besonderem Maasse, weil sie das Hauptendigungsgebiet der äusseren Wurzel ist und eine ausserordentlich charakteristische Structur hat. In der Bulbär- und Stirnrinde, welche unter der genannten Wurzel liegen, enden vorzugsweise Collateralen des Olfactorius, während in der sphenoidalen die Gesammtheit der Ursprungsschäfte ihr Endziel hat.

Diese Endäste bilden beim Menschen kein auf den ersten Blick sichtbares Bündel, was davon abhängt, dass sie sich beim Herantritt an den Gyrus hippocampi über ein beträchtliches Feld der plexiformen Schicht zerstreuen, ohne dichtere Stränge zu formiren. Bei den Thieren hingegen (Kaninchen, Maus, Meerschweinchen etc.) beobachtet man den Eintritt der Fasern, welche durch ihre weisse Farbe von dem grauen Grunde des Lobulus pyriformis sich abheben; in diesem divergiren sie fächerförmig, um sich schliesslich zu zerstreuen.

Die Structur der Hippocampuswindung des Menschen und des Lobulus pyriformis der Thiere ist wenig studirt worden. Im Allgemeinen haben die Autoren in dieser Windung zwei Regionen oder Abschnitte unterschieden: das Subiculum oder die dem Ammonshorn benachbarte Portion, erkennbar an dem Vorhandensein einer von dicken Bündeln weisser Substanz durchfurchten plexiformen Schicht, und die Hauptportion, vom Ammonshorn entfernt liegend, wo sich vermutlich eine derjenigen der übrigen Windungen fast identische Organisation befindet.

Einige Autoren indess, worunter wir Betz, Obersteiner, Dejerine, Hammarberg, und besonders Calleja und Kölliker nennen, haben gewisse structurelle Eigenthümlichkeiten bei dem Lobulus pyriformis und dem Gyrus hippocampi nachgewiesen.

Eines der typischsten Merkmale der Rinde des Subiculums, nämlich die Existenz von Zellengruppen, welche durch aufsteigende Bündel weisser Substanz von einander getrennt sind, im Niveau der Schicht der kleinen Pyramiden, wurde schon von Betz[22]) erkannt, welcher diese Anhäufungen als glomeruli corticales bezeichnete.

Obersteiner[23]) dagegen, welcher ebenfalls die Structur des Subiculums untersuchte, fand in ihm eine sehr dichte, durch die Vereinigung von Nervenbündeln gebildete Molecularschicht (Substantia reticularis). Im Niveau der zweiten Schicht bemerkte er auch die Zellenanhäufungen von Betz, sowie die sie trennenden weissen Stränge; in der dritten Schicht endlich glaubte er nur grosse Pyramiden zu sehen. Vom übrigen Theil der Hippocampus-Windung gab er keine Details.

In einer Arbeit über das Ammonshorn und die Fascia dentata[24]) habe ich einige Mittheilungen über die Structur des Subiculums und der Uebergangszone zwischen diesem und dem Ammonshorn gemacht. Im Subiculum beobachteten wir die vier classischen Schichten der Rinde der kleinen Säugethiere: die moleculare, die der kleinen Pyramiden, der grossen Pyramiden und der polymorphen Zellen. Wir bemerkten, dass die oberflächlichen Bündel der Molecularschicht, in die Lamina medullaris circumvoluta und in das Stratum lacunosum des Ammonshorn sich fortsetzend, aus zwei Arten von Fasern bestehen: die einen wahrscheinlich in diesem Centrum entsprossen und im Subiculum endigend; die anderen im Subiculum und den benachbarten Gegenden der Sphenoidalrinde entsprossen (Lobulus pyriformis), welche, sich zuerst in der subventriculären weissen Substanz concentrirend, bündelweise durch die Rinde des Subiculums ziehen und im Ammonshorn enden dürften. An der Bildung dieser aufsteigenden Züge betheiligen sich auch Martinottische Axencylinder, welche aus tiefen Zellen des Subiculums hervorgegangen sind. Unsere damaligen Untersuchungen liessen jedoch nicht erkennen, dass das Contingent exogener Fasern der erwähnten aufsteigenden Bahn beträchtlich das der endogenen und aus dem Ammonshorn stammenden

überwiegt bis zu dem Grade, dass man es, wie wir bald sehen werden, als ein zuleitendes System betrachten kann, dessen Ursprungszellen in benachbarten Windungen liegen.

Dejerine[25]) hat die Structur des Subiculums mit der Weigertschen Methode untersucht und eine an Tangentialfasern reiche Molecularschicht gefunden. Diese Fasern bilden an dem tiefen Rande der letzteren einen festonförmigen Plexus, ihre Ausläufer dringen zwischen die kleinen Pyramiden. Vom Scheitel der Festons gehen radiäre Bündel aus, welche sich in die weisse Substanz der Windung versenken. Die zweite Schicht (kleine Pyramiden) wird von den Festons weisser Substanz unterbrochen Die dritte Schicht (grosse Pyramiden) enthält Pyramiden von 40 μ Länge; dieselben liegen hauptsächlich in den tiefen Theilen dieser Schicht. Ihre langen Radiärschäfte verzweigen sich in der Molecularschicht und geben der dritten Schicht ein radiär gestreiftes Aussehen, daher der Name Stratum radiatum. Die vierte Schicht, polymorphe Zellen, erscheint identisch mit derjenigen der übrigen Rindengegenden. Die weisse Substanz zeigt zwei Ebenen von Nervenfasern: die feinen oder tiefen repräsentiren Collateralen der Axencylinder des Subiculums und bilden einen Theil des Psalteriums oder der Commissur zwischen den Ammonshörnern; die äusseren, dickeren, die Axencylinder der Pyramiden des Subiculums und des Ammonshorns; sie stellen wahrscheinlich eine Verbindung dar mit dem hinteren Bündel des Cingulums, dessen Bahnen das Ammonshorn mit dem Gyrus hippocampi und entfernten Windungen der Hirnrinde verbinden.

Einer der Neurologen, der diesem Thema grössere Aufmerksamkeit gewidmet hat, war Hammarberg[26]). Er untersuchte mit der Nissl'schen Methode gleichmässig alle Regionen des Gyrus hippocampi. Nach ihm zeigt diese Windung in ihrer äusseren oder von dem Ammonshorn abliegenden Hälfte eine derjenigen der Temporalwindung gleiche Textur, abgesehen davon, dass die erste Schicht beträchtlich dick ist und sich nach dem Ammonshorn zu noch verbreitert. In Uebereinstimmung mit Betz und Obersteiner beobachtete er die Inseln der zweiten Schicht und die aufsteigenden weissen Stränge. Nach seiner Auffassung sind folgende Schichten erkennbar: 1. die moleculare, 2. die der kleinen und grossen Pyramiden (2. und 3. der übrigen Rindengegenden), 3. zellen-

arme Schicht mit einigen kleinen Pyramiden und irregulären Zellen, 4. Schicht der ganglionären Zellen, 5. die der Spindelzellen. Die beiden letzten sind weniger breit.

In den inneren Regionen des Gyrus, wo die Inseln deutlich abgegrenzt erscheinen, erkennt man an letzteren zwei Ebenen: eine oberflächliche: kleine Pyramiden, eine tiefe: grosse Pyramiden; auf der Höhe des Subiculums jedoch ändert sich die Lage dieser beiden Schichten von Pyramiden, indem die grossen nach aussen gedrängt werden und in die die Inseln kleiner Zellen trennenden Räume eintreten, sodass eine Kette von Inseln abwechselnd kleiner und grosser Zellen entsteht, eine für diese Rindengegend charakteristische Anordnung. In diesem inneren Theil der Hippocampuswindung lässt sich die tiefe Lage der zweiten Schicht von der darunter liegenden ganglionären Schicht nicht trennen; beide bilden zusammen ein schmales Zellenband von ca. 0,60 Millimeter.

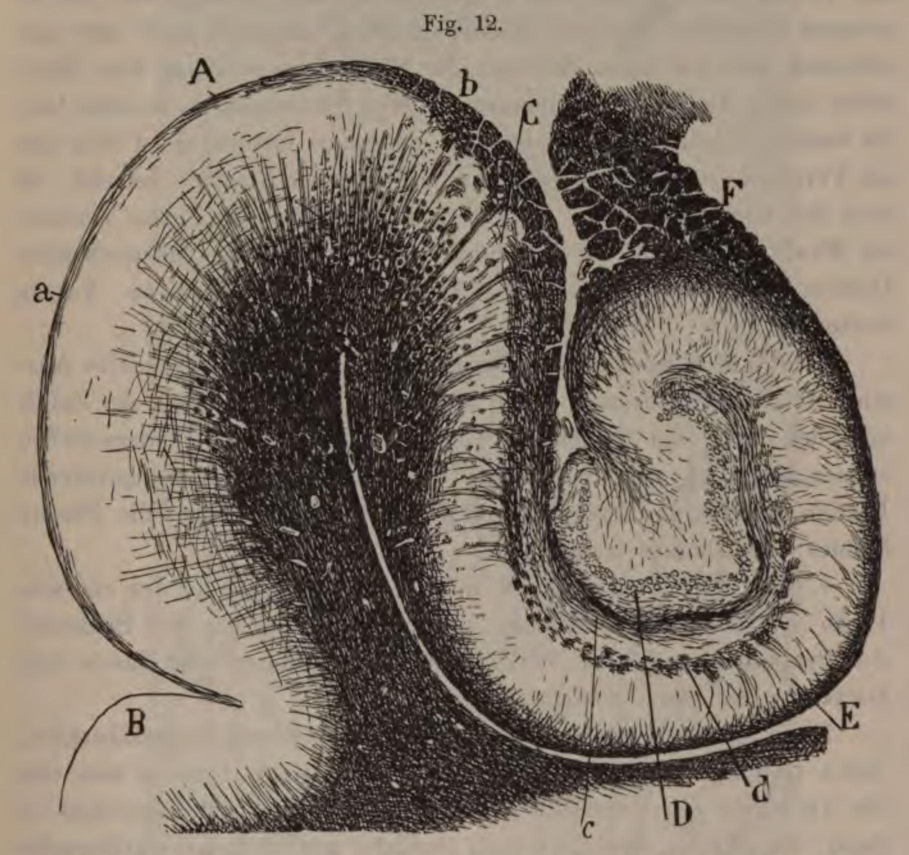
Schliesslich illustrirt Hammarberg seine Beschreibung mit zwei Schnitten, einem aus dem Subiculum, dem anderen aus dem centralen Theil des Gyrus hippocampi. In letzterem erscheint die zweite Schicht in zwei übereinanderliegende Zellinseln getheilt, die eine mit kleinen, die andere mit grossen Pyramiden.

Die Hammarbergschen Arbeiten lehren uns aber wenig von der Morphologie und den Verbindungen der Zellen. Diese Lücke begann sich zu füllen nach den Untersuchungen Calleja's[27]) und Kölliker's[28]) mittelst der Golgi'schen Methode. Im Laufe dieser Arbeit werden wir darauf eingehen. Ich[29]) habe ebenfalls einige, wenn auch unvollständige Angaben über die Textur des Subiculums der kleinen Säugethiere gemacht.

Meine gegenwärtigen Beobachtungen sind von dem Hippocampus des Menschen ausgegangen, wobei ich die Nissl-, Golgi- und Weigert-sche Methode benutzte. Die Golgische Methode besonders, beim 15 Tage bis 2 Monate alten Kinde angewandt, förderte viele Details ans Licht. Zur Vervollständigung unserer Kenntnisse haben wir den Lobulus pyriformis der Katze, des Hundes, Kaninchens, der Maus untersucht, bei welchen Thieren Chromsilber vorzügliche, sehr deutliche Präparate lieferte, wenn das Alter zwischen acht Tagen und einem Monat schwankte.

Ein Querschnitt durch die Windung des menschlichen Hippocampus, mit der Nisslschen Methode gefärbt, zeigt folgende Schichten: 1. plexiforme oder Molecularschicht, 2. Schicht der grossen polymorphen Zellen,

Fig. 12.



Schnitt durch das Ammonshorn und die Hippocampuswindung des erwachsenen Menschen. Weigert'sche Methode. Karmin.

A, Hippocampuswindung; *B*, untere Sphenoidalwindung; *C*, Subiculum; *D*, Körner der Fascia dentata; *E*, Rinde des Ammonshornes; *F*, Fimbria; *a*, plexiforme Schicht; *b*, Plexus oberflächlicher Fasern des Subiculum; *c*, Bahn des Ammonshornes, in diese fortgesetzt; *d*, tiefe Bahn, sich in die Collateralen der grossen Pyramiden fortsetzend.

3. Schicht der mittelgrossen Quastenzellen, 4. Schicht der grossen Quastenzellen, 5. Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen oder der tiefen polymorphen Zellen, 6. Schicht der weissen Substanz.

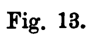
Wie aus dieser Aufzählung hervorgeht, fehlen in der Sphenoidalrinde zwei wichtige Schichten: die der Körner und die der grossen Pyramiden. Diese Eigenthümlichkeit und, wie wir bald sehen werden, das Fehlen vieler Typen von Zellen mit kurzem Axencylinder, die in anderen Gegenden der menschlichen Rinde so zahlreich sind, lässt uns erkennen, dass die graue Substanz der Hippocampuswindung beim Menschen nicht die Vervollkommnung anderer Sinnessphären erreicht hat. Es lässt sich jedoch nicht behaupten, dass diese Gehirngegend sich hier im Vergleich zu den Thieren auf dem Wege der Atrophie befindet, da trotz des mikrosmatischen Charakters des Menschen die Textur erwähnter Windung sowie die des Ammonshorns gegenüber den entsprechenden Centren der makrosmatischen Säugethiere einen positiven Vorzug besitzen.

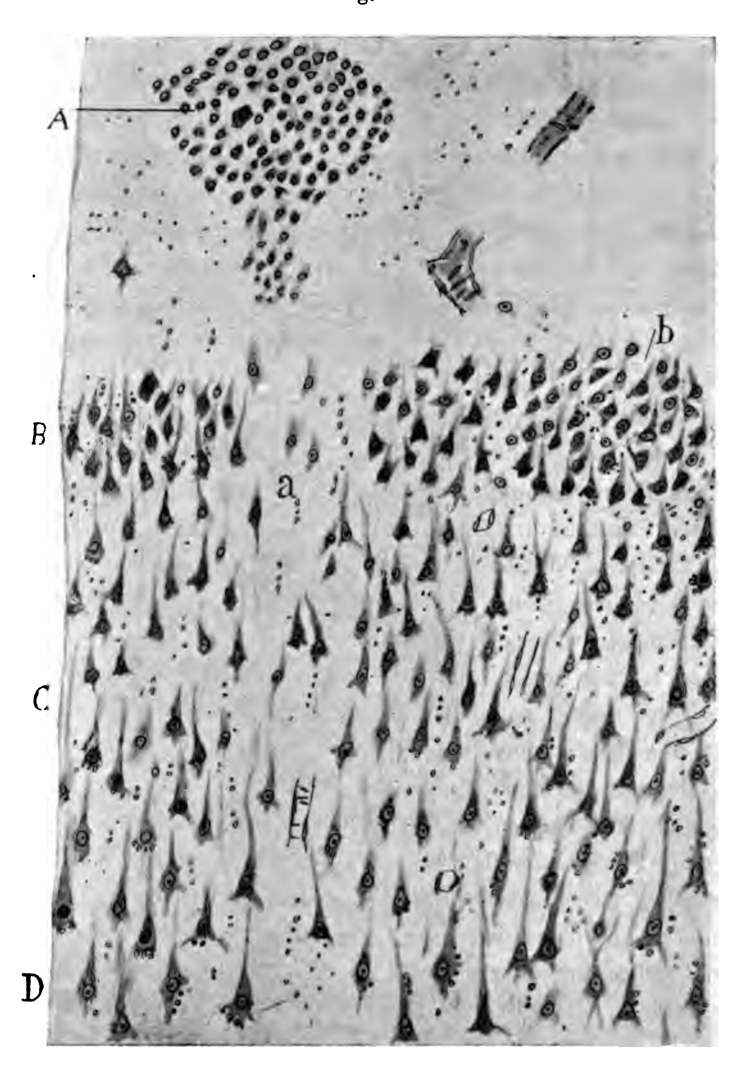
Nicht alle Gegenden der Hippocampuswindung zeigen dasselbe Aussehen in Nissl-Präparaten. Nach Maassgabe der Vertheilung der Zellen und der Zahl der Schichten müssen drei Abschnitte unterschieden werden, nämlich das Subiculum, die centrale oder hervorspringende Portion des Gyrus hippocampi und die äussere seitliche, die Fissura limbica oder rhinalis begrenzende.

1. Das Subiculum erkennt man leicht (Fig. 13) an der enormen Dicke der plexiformen Schicht, der relativen Zartheit der Schichten der Pyramiden und dem Vorhandensein von Haufen oder Inseln sehr kleiner in der ersten Schicht vertheilter Zellen.

Diese Inseln bestehen aus zusammengelagerten Pyramidenzellen, deren Umfang 7 μ nicht übersteigt; ausnahmsweise bemerkt man eine von 12 bis 16 μ. Unterhalb des Zellhaufens findet sich manchmal ein Band von Zellen, welche jenen beinahe mit der darunterliegenden Schicht verbinden. Die Zahl der Inseln ist gering: in einem Querschnitt des Subiculums trifft man selten mehr als drei oder vier; gewöhnlich ist es eine von kolossaler Grösse, die völlig im Nervenplexus der ersten Schicht verborgen liegt (Fig. 13, *A*).

Die aussergewöhnliche Masse von Nervenbündeln in der ersten Schicht des Subiculums hat fast gänzlich die Specialzellen derselben verdrängt. Trotzdem findet man mit der apochromatischen Linse 1,30 Zeiss, dass zwischen den Bündeln und speziell in der oberflächlichen


Fig. 13.



Querschnitt durch ein Stück Subiculum beim Menschen. Nissl's Methode.

A, plexiforme Schicht mit einer Insel kleiner Zellen; *B*, Schicht der mittelgrossen und kleinen Zellen; *C*, *D*, tiefe Schichten von Pyramiden; *a*, Gebiet, durch welches die perforirenden Bündel passiren; *b*, eine Stelle, an der die Pyramiden sich zu einer Pleyade concentriren.

Ebene der ersten Schicht einige wenn auch spärliche Zellen zerstreut sind. Gewöhnlich sieht man sie von einem Kranz von Neurogliakernen umgeben. Dem Anscheine nach überwiegt unter ihnen die mittelgrosse oder kleine polygonale Zelle mit kurzem Axencylinder.

Die zweite Schicht des Subiculums zeigt verschiedene unregelmässige Reihen von mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen, welche in gewissen Zwischenräumen sich einander so nähern, dass sie wahre Inseln bilden (Fig. 13, *b*). Häufig besitzt diese Schicht Unterbrechungen, welche gegenüber den Inseln der ersten Schicht liegen und von aufsteigenden Strängen weisser Substanz eingenommen werden, wie man beim Vergleich von Nissl- mit Weigert-Pal-Präparaten bemerkt (Fig. 13, *a*).

Eine deutlich differencirte dritte, vierte und fünfte Schicht sieht man im Subiculum nicht, statt deren ein Band von ziemlich voluminösen Pyramiden, das sich von der Schicht der polymorphen Zellen bis zur weissen Substanz erstreckt. Oft ordnet sich diese Pyramidenformation zu parallelen, verticalen Serien an, auch zu anderen, sehr unregelmässigen Gruppen infolge der Anwesenheit von radiären oder perforirenden Bündeln weisser Substanz.

Diese letztere zeigt endlich eine bedeutende Dicke, nachdem sie zwischen die tiefen spindelförmigen Zellen getreten ist, welche sich zwischen den Nervenbündeln befinden.

2. Die centrale Portion des Ammonshorns ist in zwei Regionen zu theilen, eine dem Subiculum benachbarte, von Inseln freie und durch aufsteigende Nervenbündel gekreuzte, welche wir, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, als präsubiculare bezeichnen wollen. und eine äussere, ausgedehnte, charakterisirt durch das Vorhandensein von Inseln abwechselnd mittelgrosser und sehr grosser polymorpher Zellen in der zweiten Schicht. Wir wollen dieses letzte Gebiet, das wichtigste der Windung des Hippocampus, als äussere oder olfactive Gegend bezeichnen.

a. Präsubiculare Gegend. — Diese corticale Portion, obgleich dem Subiculum benachbart, besitzt Besonderheiten, welche ihre genaue Trennung von den umliegenden Territorien gestatten (Fig. 14).

Von der olfactiven Gegend unterscheidet sie sich durch den Mangel der Schicht grosser polymorpher Zellen, und von dem Subiculum durch

Fig. 14.



Schnitt durch die mittleren und äusseren Schichten der Rinde des Praesubiculum beim Menschen.

Nissl's Methode.

A, plexiforme Schicht; *B*, kleine Pyramiden und Spindelzellen; *C*, tiefe plexiforme Schicht; *D*, Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden; *E*, Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen.

eine grössere Complicirtheit der Schichten und speciell das Vorhandensein einer mit kleinen Zellen bevölkerten dritten plexiformen Schicht. Ihre Schichten sind: 1. die plexiforme; in ihr liegen birnenförmige horizontale Zellen und Zellen mit kurzem Axencylinder; 2. kleine Pyramiden und spindelförmige Zellen, — ein Band (nicht inselartig, jedoch wellig) von kleinen spindelförmigen, dreieckigen und pyramidalen Zellen, hier und da eine etwas grosse polygonale Zelle, wahrscheinlich mit kurzem Axencylinder; 3. tiefe plexiforme Schicht, ein ausgedehntes, zellenarmes Band, in welchem kleine und mittelgrosse Pyramiden und einige Stern- und dreieckige Zellen von verschiedener Grösse liegen. Diese Schicht ist der Hauptverzweigungspunkt einer wichtigen aus der weissen Substanz stammenden Bahn; 4. mittelgrosse und grosse Pyramiden, zwischen welchen einige spindelförmige und dreieckige Zellen stecken. An gewissen Stellen sind diese Zellen infolge des Durchtritts aufsteigender Nervenbündel serienweise angeordnet; 5. schliesslich Schicht spindelförmiger und dreieckiger Zellen, ähnlich derjenigen anderer Gehirnregionen, jedoch wenig verschieden von der voraufgehenden wegen des gleich grossen Umfangs der Zellen und der Existenz von Übergangsformen. Diese beiden letzten Schichten, besonders die fünfte, erscheinen in Weigert-Pal-Präparaten von zahlreichen Nervenbündeln durchkreuzt, welche in Frontalschnitten querdurchtrennt erscheinen. Auch in der dritten und zweiten Schicht sieht man einige isolirte Bündel, welche sich in die tiefe weisse Formation und in die Tangentialfasern der ersten Schicht fortsetzen.

b) Äusserer oder olfactiver Theil der centralen Region des Ammonshorns. — Er ist höchst charakteristisch und von den Neurologen, besonders Hammarberg am meisten studirt worden. Wie dieser Autor behauptet, erscheinen unter der ersten Schicht, welche hier schon von normaler Dicke ist, Zelleninseln, in denen grosse und kleine Zellen mit einander abwechseln. Aus Fig. 15, *B* ersieht man, dass die Anhäufungen von Riesenzellen mehr oder weniger kuglig und verschieden gross sind und zwischen 0,04 und 0,06 mm schwanken. Vom Rest der Schicht polymorpher Zellen trennen sich diese Plejaden durch einen halbmondförmigen Rand, der fast frei von Neuronen ist. Die Zellen, welche diese Haufen bilden, sind sehr gross, ihr Durchmesser grösser

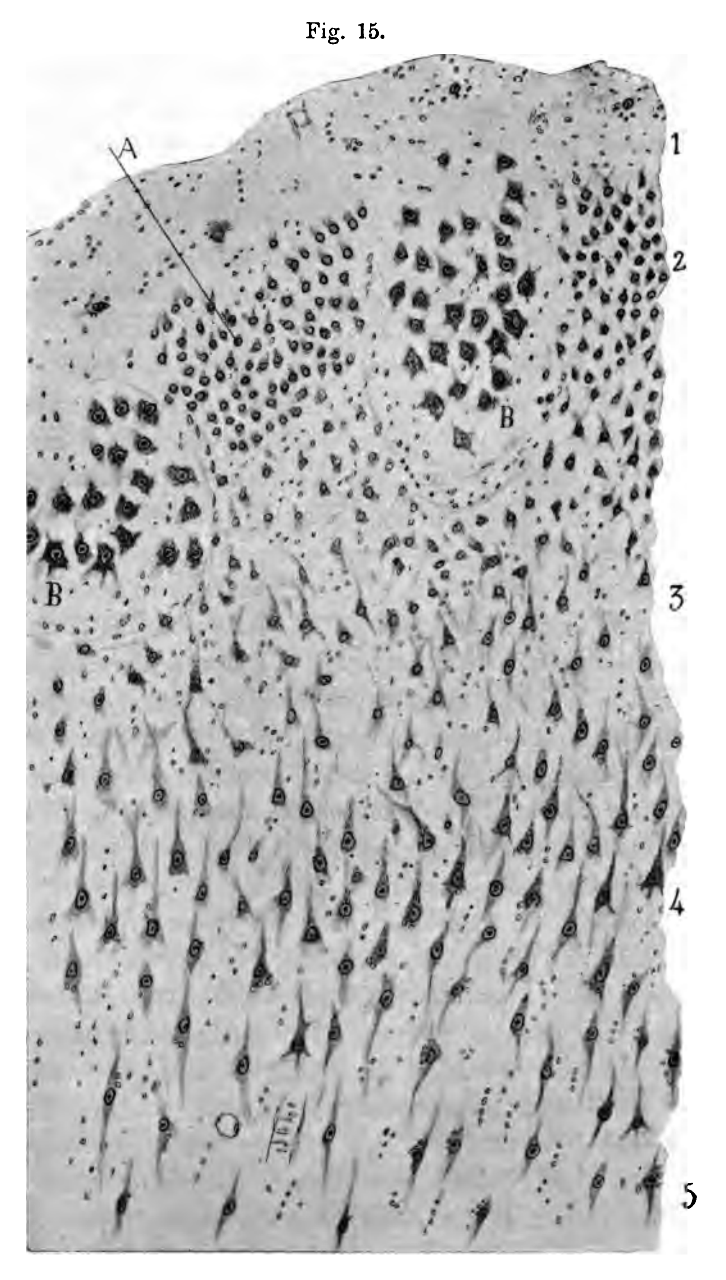
als derjenige der grossen Pyramiden der vierten Schicht (24 bis 30 μ); sie sind polygonal, mit verschiedenen radiären Fortsätzen versehen, unter welchen die aufsteigenden überwiegen. Was die Plejaden kleiner Zellen anlangt, so bestehen sie aus 7 bis 12 μ im Durchmesser fassenden Zellen von Pyramidenform und mit mannigfachen Fortsätzen, von denen einer, nach aussen ziehend, sich in der plexiformen Schicht verzweigt. Im Allgemeinen pflegen diese kleinzelligen Inseln weniger ausgedehnt zu sein als die anderen, und sie liegen etwas oberflächlicher in der Schicht der polymorphen Zellen.

Unter der Schicht der Inseln steckt eine breite plexiforme Schicht, arm an kleinen und mittelgrossen Pyramiden, welche an einzelnen Stellen keine bestimmte Richtung haben. Ihr Umfang wächst etwas in den tieferen Theilen dieser Schicht und bildet mit der nächsten, der vierten, Übergänge, in denen, zu unregelmässigen Linien concentrirt und ebenfalls ohne bestimmte Richtung, grosse und mittelgrosse Pyramiden liegen.

Schliesslich folgt eine fünfte Schicht, aus polymorphen, meist spindelförmigen und dreieckigen Zellen bestehend und nach unten bis in die weisse Substanz reichend. Auf der Grenze zwischen vierter und fünfter Schicht erkennt man, unregelmässig zerstreut, keine besondere Lage bildend, einige Körner oder kleine pyramiden- und sternförmige Zellen. In Summa besteht die genannte Region aus folgenden Schichten: 1. plexiformer Schicht; 2. polymorphen Zellen oder Inseln; 3. tiefer plexiformer Schicht oder mittelgrossen Pyramiden; 4. grossen Pyramiden; 5. spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

3. Aeussere oder fissurale Portion des Hippocampus. — Nach der äusseren Seite der Hippocampuswindung hin verschwinden die Inseln von grossen Zellen, und ihre Elemente, allmählich kleiner werdend, ordnen sich zu einer regelmässigen, continuirlichen Formation um. Es bildet sich auf diese Weise, jedoch nicht ohne einige Uebergänge (Unterbrechung der Reihen, unregelmässige Anhäufung von Zellen), die zweite Schicht kleiner Pyramiden der gewöhnlichen Rinde. In ziemlicher Entfernung von dem Grunde der Fissura limbica gewinnt die graue Substanz die Merkmale der Associationswindungen, indem sich allmählich und deutlich folgende Schichten abheben: die plexiforme Schicht, die kleinen Pyramiden, die mittelgrossen Pyramiden, die oberflächlichen

Fig. 15.



Schnitt durch die Regio olfactiva des menschlichen Hippocampus. Nissl'sche Methode.
Die Ziffern bezeichnen die Schichten. — *A*, Insel kleiner Pyramiden; *B*, Insel von polymorphen Riesenzellen.

grossen und Riesenpyramiden, die Körner, die tiefen grossen und mittelgrossen Pyramiden, die spindelförmigen und dreieckigen Zellen.

Bei den kleinen Säugethieren fällt die Structur des Lobulus pyriformis, mit der Nissl'schen Methode beobachtet, in ihren Grundzügen mit der des Gyrus hippocampi beim Menschen zusammen. Die Schichten erscheinen indess sehr vereinfacht. Bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maus lässt sich eine subiculäre, eine präsubiculäre und endlich die Haupt- oder olfactive Region erkennen.

Im Subiculum beobachtet man eine dicke erste Schicht, reich an Nervenfasern, welche nicht compakte Bündel bilden wie beim Menschen, sondern dünne Geflechte. Es fehlen hier die Inseln von kleinen Pyramiden. Unter der plexiformen Schicht beginnt die der mittelgrossen Pyramiden, welche sich bis zur weissen Substanz erstreckt, ohne deutliche Unterabtheilungen zu zeigen. Ein gleiches Verhalten beobachtet man bei der Katze und anderen gyrencephalen Thieren.

Die präsubiculare Gegend ist sehr charakteristisch und erkennbar an der Existenz einer dicken zweiten Schicht (Fig. 16), bestehend aus sehr kleinen, an einzelnen Stellen zusammengelagerten Pyramiden. Unter ihr existirt, ähnlich wie beim Menschen, ein plexiformes Band mit wenigen kleinen pyramiden-, stern- oder spindelförmigen Elementen. Hierauf kommt die Schicht der grossen Pyramiden, die hier allerdings nicht sehr voluminös sind, und endlich die der polymorphen Zellen; letztere sind gewöhnlich klein, kuglig, ei- oder spindelförmig und vorzugsweise horizontal gerichtet.

Bei der Katze ist der präsubiculare Herd sehr ausgedehnt und reicher an Zellen. Er unterscheidet sich besonders von der gleichnamigen Region des Kaninchens und Meerschweinchens durch eine deutlich ausgebildete zweite Schicht, deren mehr oberflächliche Zellen sich an einigen Stellen zu Inseln zusammenlagern, und durch eine dritte Schicht, welche fast ausschliesslich aus einem Geflecht von Nervenfasern besteht. Das letztere rückt nach dem Subiculum zu immer oberflächlicher, bis es in die plexiforme Schicht desselben übergeht.

Was die Regio olfactiva anlangt, so erkennt man sie (beim Meerschweinchen und Kaninchen) an dem Vorhandensein einer starken zweiten Schicht mit riesigen Sternzellen, die nicht, wie beim Menschen, zu Inseln, son-

dern zu einem continuirlichen Band angeordnet sind, in welchem leichte Verdickungen und Unterbrechungen mit einander abwechseln. Ebensowenig finden sich Inseln von Zwergzellen, jedoch trifft man statt deren

Fig. 15a.



Sphenoidale Riechrinde der Katze. — Nissl's Methode.

Fig. 16.

Schnitt durch die präsubiculare Gegend des Lobulus pyriformis. Nissl's Methode. Meerschweinchen.

an einigen Stellen Gruppen von sehr kleinen Zellen unregelmässig in der zweiten Schicht verstreut; zu ihrer Untersuchung braucht man ein gutes Objektiv. Die übrigen Schichten weichen wenig von den entsprechenden des Menschen ab.

Bei der Katze enthält die zweite Schicht (polymorphe Zellen) grosse Elemente, welche in den vorderen Theilen des Lobulus sphenoidalis eine continuirliche Serie bilden; in den hinteren, der Sehsphäre benachbarten reducirt sie sich zu einzelnen Haufen. Unterhalb der Intervalle erscheinen plexiforme zellarme Streifen. Die dritte Schicht ist eine plexiforme und besteht aus grossen spindelförmigen, dreieckigen und pyramidalen Zellen; die vierte, noch ärmer an Zellen, besitzt deren kleinere von verschiedener Gestalt, jedoch vorwiegend spindelförmige.

Alle diese beschriebenen Regionen scheinen mit den Olfactoriusfasern keine Verbindung einzugehen. Wie wir bald sehen werden, dringt die Olfactoriuswurzel nur in die mittlere und äussere Portion des Lobulus pyriformis der Säugethiere. Und vergleicht man diese rein olfactiven Bezirke mit den entsprechenden des menschlichen Hippocampus, so lässt sich behaupten, dass in diesem sowohl das Subiculum und die präsubiculare Gegend (innerer Theil des Windungscentrums) wie die Wände und der Grund der limbischen Spalte direkter Olfactoriusverbindungen entbehren.

Bis hierher haben wir beim Menschen die Schichten und das Aussehen des Gyrus hippocampi, wie sie die Nissl'sche Methode zeigt, studirt. Im Folgenden wollen wir die Structur schildern, wie sie in Chromsilberpräparaten, beim Menschen wie bei den Säugethieren, zu Tage tritt.

REGIO OLFACTIVA.

1. Plexiforme Schicht. — Je nach der Gegend des Gyrus, welche untersucht wird, ist ihr Aussehen verschieden. Im Subiculum erscheint, wie bekannt und in Nissl- und Weigert-Präparaten zu sehen ist, diese Schicht colossal dick und wird überdies durch das Hineinragen der tiefen weissen Substanz in ihrer Gestalt verändert; im Beginn der mittleren Sphenoidalportion tritt jedoch wiederum ihre normale Constitution zu Tage, deren grösste Differenzirung dem äusseren Theil des Centrums des Gyrus hippocampi entspricht.

Im Bereich dieses Gebiets, das, wie schon bemerkt, die eigentliche Riechsphäre bildet, zeigt die plexiforme Schicht einen neuen Factor, d. h. die in die äussere Wurzel des Bulbus olfactorius sich fortsetzenden

Tangentialfasern. In Folge dieses Zuwachses erscheint die erste Schicht von zwei Unterschichten oder Lagen gebildet: die äussere Lage: Wurzelfasern, — und die innere Lage oder eigentliche plexiforme Schicht.

Fig. 17.

Schnitt durch die erste und zweite Schicht der Riechgegend der Hippocampus-Windung des 20tägigen Kindes.

A, plexiforme Schicht mit ihren Horizontalzellen; *B*, Schicht der grossen polymorphen Zellen; *C*, Anfang der Schicht der kleinen Quastenzellen. (Aus einer vom Präsubiculum etwas entfernten Gegend.)

Die erste Lage enthält hauptsächlich Neurogliazellen mit langen Verzweigungen und die erwähnten Wurzelfasern. Diese — markhaltig, wie in Weigert-Präparaten ersichtlich — verlaufen sagittal; ihre Dicke ist merklich geringer als diejenige der Fasern der äusseren Wurzel, aus der sie stammen. Diese Eigentümlichkeit wird verständlich, wenn man sich an die grosse Zahl von Collateralen erinnert, welche aus den Ursprungsfasern während ihres präsphenoidalen Verlaufs, d. h. im Lobus frontalis und olfactorius austreten.

Hin und wieder erkennt man auch, wie in der Stirnrinde, schräge oder absteigende Collateralen, über die plexiforme Schicht und diejenige der polymorphen Riesenzellen verzweigt.

Die plexiforme Unterschicht zeigt die classischen Bestandtheile der Molekularschicht des Gehirns. In ihr befinden sich: 1. spindelförmige oder dreieckige Zellen, mit langen Dendriten und horizontalem Axencylinder (Cajal'sche Zellen nach Retzius), von denen wir in Fig. 17, 4, einige dem 8 tägigen Neugeborenen entnommene Exemplare reproduciren; 2. die Protoplasmabüschel der unzähligen kleinen, mittelgrossen und grossen, in den darunter befindlichen Schichten gelegenen Pyramiden; 3. kleine Zellen mit kurzem, in dieser Lage selbst verzweigten Axencylinder; 4. Nervenendverzweigungen, theils aus aufsteigenden Martinotti'schen Axencylindern, theils aus rückläufigen Collateralen von Pyramiden, theils endlich aus Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht stammend. Es liegt nicht in unserer Absicht, alle diese Einzelheiten genau zu beschreiben, zumal sie keine Sonderheiten der Sphenoidalrinde und von mir schon wiederholt in den früheren Studien über die motorische und optische Rinde beschrieben sind.

Hier wollen wir uns auf die Erwähnung der Zellen mit kurzem Axencylinder beschränken, welche ich in genannter Schicht der Hippocampuswindung des Menschen und der Säugethiere gefunden habe und die in Fig. 20 und 21 abgebildet sind. Unter ihnen erheischt besonderes Interesse ein eiförmiger oder dreieckiger Typus, der in der ganzen plexiformen Schicht oder an ihrem unteren Rande liegt; aus seinem Körper treten aufsteigende und absteigende Dendriten und ein zur Kategorie der kurzen gehöriger Axencylinder, welcher lange Strecken horizontal verläuft und in zumeist aufsteigende Collateralen in der plexi-

formen Schicht selbst aufgeht (Fig. 21, *A*). Ein anderer sehr interessanter Typus wird von kleinen Zellen dargestellt, deren zarter und absteigender Axencylinder sich in eine dichte und feine über die darunter gelegene Schicht ausgedehnte Verzweigung auflöst (Fig. 20, *C*). Schliesslich zeigt Fig. 22, *A*, *B* und *E* (aus der menschlichen Hirnrinde) verschiedene aufsteigende Nervenäste, welche über die plexiforme Schicht vertheilt sind und aus dem kurzen Axencylinder grosser oder mittelgrosser Zellen stammen.

2. Schicht der polymorphen Riesenzellen. — Von Calleja, der dieselbe beim Kaninchen und der Maus eingehend studirt hat, Schicht der horizontalen halbmondförmigen und dreieckigen Zellen genannt, besteht sie aus verschiedenen Reihen von zusammengedrängten Zellen, deren Morphologie und Anordnung etwas nach der Lage der jeweilig untersuchten Riechgegend variirt.

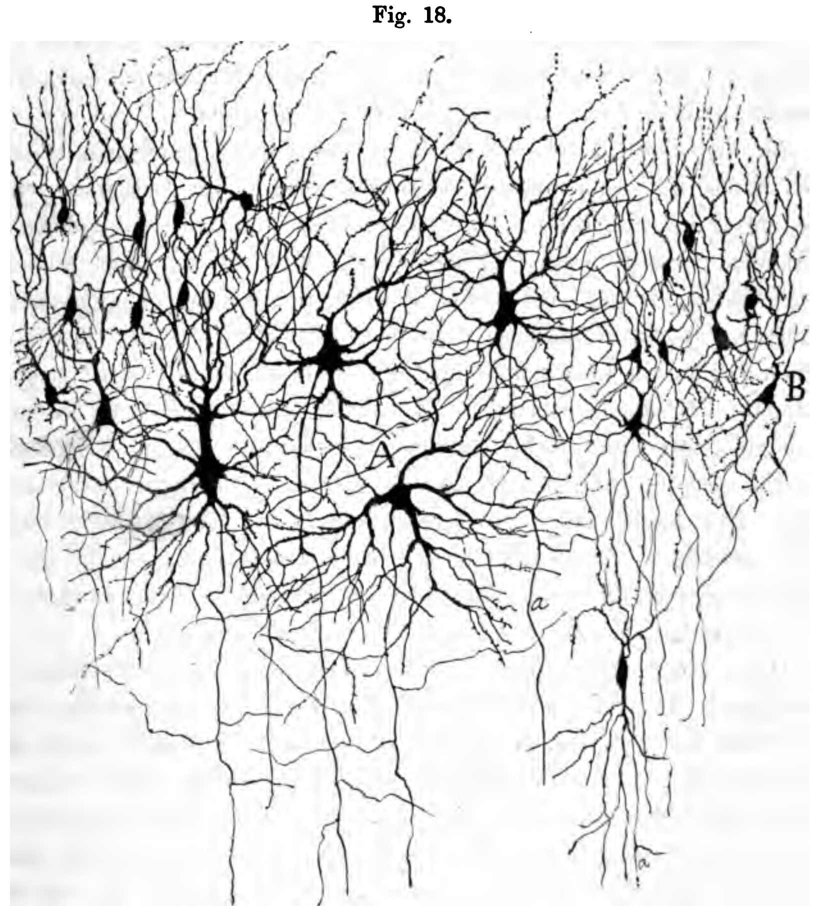
In der dem präsubicularen Gebiet benachbarten Gegend bildet diese Schicht eine continuirliche Reihe von grossen Zellen, zwischen welche mittelgrosse und auch kleine eingeschaltet sind, wie aus Fig. 17, *B* ersichtlich. Jedoch ist in den Theilen, in welchen Nisslpräparate abwechselnd Inseln von grossen und kleinen Zellen zeigen, ihr Aussehen sehr charakteristisch und bemerkenswerth (Fig. 18).

Die Zellen der grossen Inseln sind gigantisch, von sehr verschiedener Gestalt; die Sternform wiegt vor; sie haben zahlreiche dicke, divergirende, alsbald sich verzweigende Fortsätze. Bei einigen Zellen fehlt der Radiärschaft; er erscheint durch zwei oder drei in der ersten Schicht verzweigte Dendriten ersetzt; bei anderen, im Allgemeinen den tiefer liegenden in jeder Plejade (Fig. 18, *A*), tritt er, wenn auch nur als kurzer und bald in seine Endäste sich auflösender Fortsatz bereits zu Tage. Diese Zellen sind auch charakterisirt durch die Weitläufigkeit der secundären und tertiären Aeste der seitlichen und absteigenden Dendriten, welche oft Protoplasmageflechte, ähnlich denen der Zellen der Bulbärolive, erzeugen. Der Axencylinder ist sehr dick und verläuft abwärts bis in die weisse Substanz, nachdem er unterwegs verschiedene Collateralen abgegeben hat; einige von ihnen ziehen rückwärts und verzweigen sich oberhalb der Zellen derselben Plejade. Oft trifft man bei diesen Axencylindern vorzeitige Bifurcationen, wie man in Fig. 18, *A*

sicht; beide Aeste scheinen abwärts und in die weisse Substanz zu ziehen.

Die Inseln der kleinen Zellen sind dichter und liegen etwas oberflächlicher (Fig. 18, *B*). Sie enthalten ei-, spindel- oder pyramiden-

Fig. 18.



Schicht der polymorphen Riesenzellen. Riechgegend des Hippocampus des einmonatigen Kindes.

A, Inseln von Riesenzellen; *B*, Inseln von kleinen Pyramiden.

förmige Zellen von geringem Umfang, der nach unten zu etwas zunimmt. Die Mehrzahl dieser Zellen besitzt: einen sich alsbald spaltenden Radiärschaft, in aufsteigende, variköse Äste sich auflösend; dünne und granu-

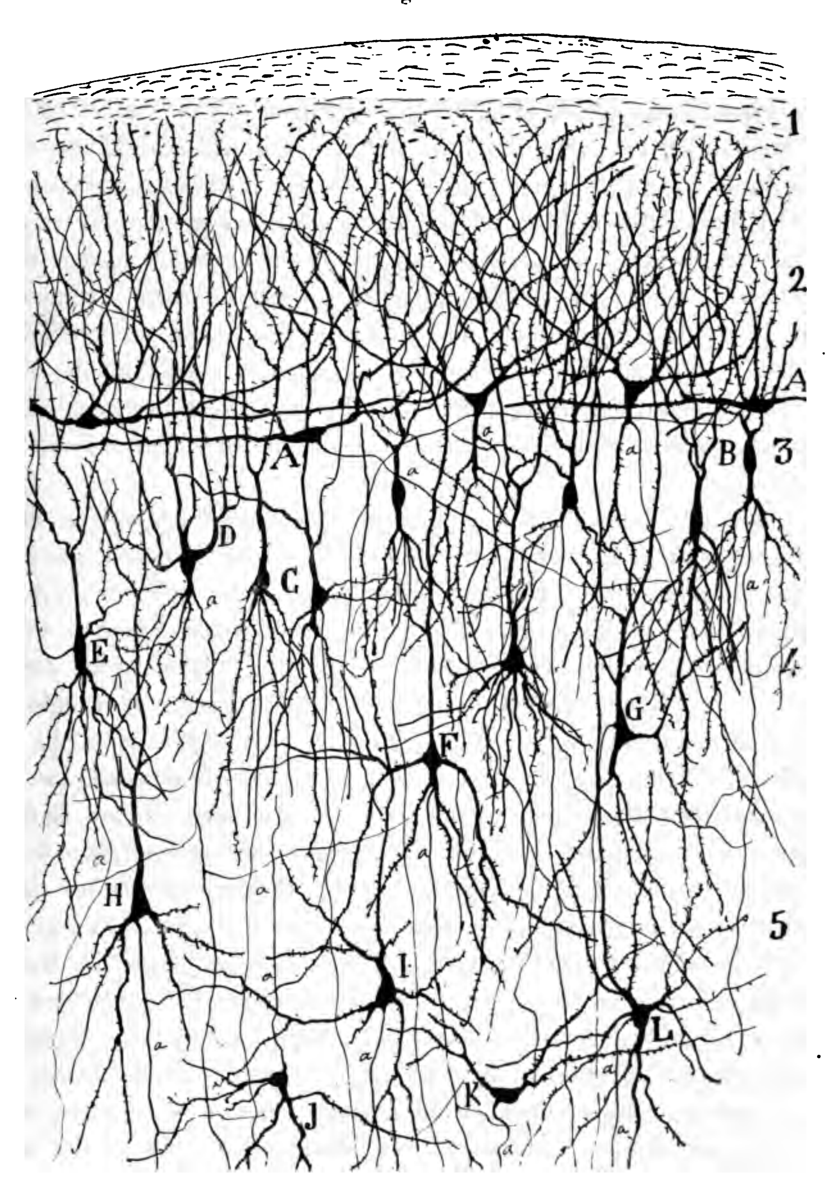
lirte absteigende Dendriten, hinsichtlich ihrer Vertheilung auf das Innere des Herdes gewöhnlich beschränkt; einen sehr feinen Axencylinder, der nach anfänglich variablem, oft schrägem Verlauf quer durch die darunterliegenden Schichten zieht. Auch sendet derselbe zuvor zarte rückläufige Collateralen aus, welche in der Zellinsel vertheilt sind. Bei den tieferen Zellen können die Collateralen auch Verbindungen mit den darunterliegenden Zellen eingehen.

An den Stellen, an denen die Schicht der polymorphen Riesenzellen nicht in Inseln getheilt erscheint, bilden die Zellen verschiedene unregelmässige Reihen, in welchen einige mittelgrosse und kleine Pyramiden eingesät sind (Fig. 17). Die Zellen der äusseren Reihen haben keinen Radiärschaft, sondern statt dessen aufsteigende Dendriten; indess differenzirt sich bei den weiter. in der Tiefe gelegenen Zellen ein kräftiger Stamm, aus welchem für die erste Schicht bestimmte Fortsätze entspringen. Aus dem unteren Theile des Körpers gehen eine, zwei oder mehr absteigende Dendriten hervor, welche sich wiederholt spalten und in der zweiten oder auch in der dritten Schicht enden. Der Axencylinder, welcher anfangs unregelmässig zu verlaufen pflegt, entspringt oft aus dem absteigenden Schaft und zieht bis in die tieferen Regionen, nicht ohne an seinem Ursprung einige, in der zweiten und selbst der ersten Schicht verzweigte Collateralen abzugeben.

Die kleinen Pyramiden- oder Spindelzellen, welche zwischen die polymorphen Riesenzellen der inselfreien Regionen eingeschaltet sind, entsprechen in ihrer Gestalt und den sonstigen Eigenthümlichkeiten dem classischen Typus der Pyramidenzelle. Sie besitzen einen radiären Schaft, Basilardendriten, die oft aus einem absteigenden Schaft entspringen, und einen feinen absteigenden Axencylinder, aus dem einige Collateralen hervorgehen (Fig 17, *a*, *b*). Bei der Katze, bei der sich besser als beim Menschen der Axencylinder der kleinen Zellen der zweiten Schicht studieren liess, beobachtet man häufig, dass diese Collateralen rückwärts ziehen und sich zwischen den Körpern der zugehörigen Zellen complicirt verzweigen (Fig. 20, *A*, *B*).

Bei der Maus, dem Kaninchen und der Katze ist, nach Calleja, die Schicht, welche in Rede steht, dünner als beim Menschen und zeigt an Stelle eines dichten Streifen von Zellen verschiedener Form zwei

Fig. 19.



Querschnitt durch den Sphenoidallappen der Katze.

1, Riechfasern; 2, eigentliche plexiforme Schicht; 3, Schicht der grossen polymorphen Zellen; 4, mittelgrosse und kleine Pyramiden; 5, dreieckige und Spindelzellen; *A*, dreieckige und halbmondförmige Zellen der zweiten Schicht; *B*, spindelförmige Zellen derselben; *C*, *D*, *E*, verschiedene Typen von Quasten-Zellen.

ziemlich deutlich abgegrenzte Gebilde: eine äussere, aus dreieckigen und halbmondförmigen Zellen zusammengesetzt (Fig. 19, *A*), und eine innere, dickere, aus zwei oder mehr Reihen von spindel- oder eiförmigen oder selbst pyramidalen Zellen (Fig. 19, *B*) bestehend.

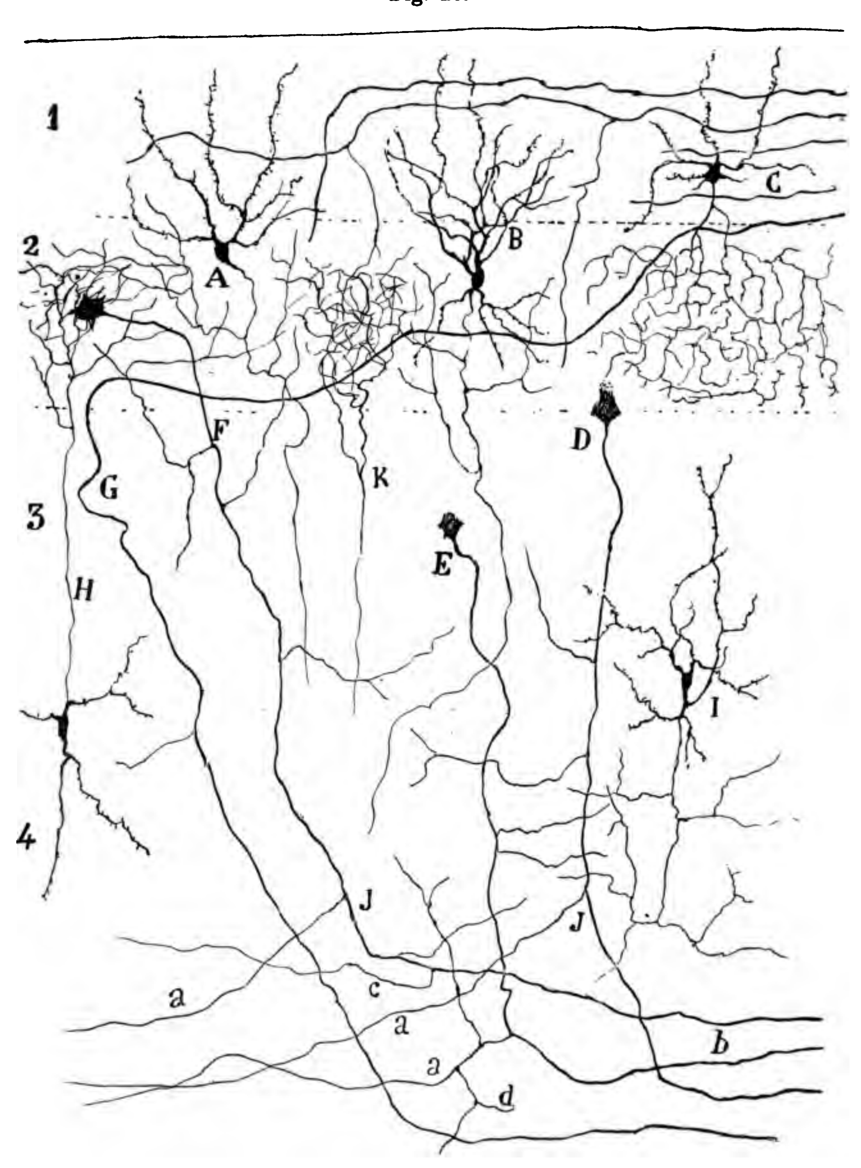
Nervenplexus und Zellen mit kurzem Axencylinder der zweiten Schicht. — Diese Schicht stellt den Vereinigungspunkt und den Ort der Endverzweigung einer Unmenge von endogenen Fasern dar, welche ein dichtes, nach der Oberfläche zu nicht genau abgegrenztes Flechtwerk bilden. Ihr grösster Reichthum befindet sich im äusseren Theil des Lobulus pyriformis, auf welchen sich die Figg. 20 und 21 beziehen. Wie aus letzteren ersichtlich, entsteht dieser Plexus durch den Zusammentritt verschiedener Arten von Nervenverzweigungen, theils aus autochthonen Zellen, theils aus Zellen benachbarter Schichten stammenden.

Unter den autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder, deren Endverzweigung sich über die zweite Schicht erstreckt, beobachtet man: 1. eine eiförmige oder dreieckige mittelgrosse Zelle mit einem Axencylinder, der sich in eine lockere, an secundären und tertiären Aesten reiche, ausschliesslich auf die zweite Schicht beschränkte Verzweigung auflöst (Fig. 21, *C*). Einige Zellen dieser Art liegen am oberen Rande der zweiten Schicht und selbst mitten in der plexiformen (Fig. 20, *C*). 2. Kleine, kuglige Zellen mit dünnen, varikösen Dendriten und mit einem Axencylinder versehen, der sich in eine zarte, dichte Endverzweigung auflöst; dieselbe umgibt die Körper der polymorphen Zellen und bildet an einigen Stellen wahre Nester. Einige dieser Zellen liegen unterhalb oder an der unteren Grenze der zweiten Schicht (Fig. 21, *J*).

Die genannten beiden Zelltypen finden sich in der Rinde der Katze. Beim Menschen vermochten wir sie, vielleicht wegen der schlechten Beschaffenheit des verwendeten Materials, nicht zu färben. Dagegen färbten wir in der zweiten Schicht gewisse relativ grosse Zellen mit kurzem vorwiegend aufsteigenden Axencylinder, dessen Nervenäste, wenn auch die erste Schicht erreichend, ihre Hauptverzweigung in der zweiten haben (Fig. 24, *A*, *B*, *C*).

Die Nervenfasern, welche aus mehr oder weniger von der zweiten Schicht entfernten Zellen kommen, gehören zu den folgenden Varietäten:

Fig. 20.



Querschnitt durch die Sphenoidalriechgegend der 20tägigen Katze.

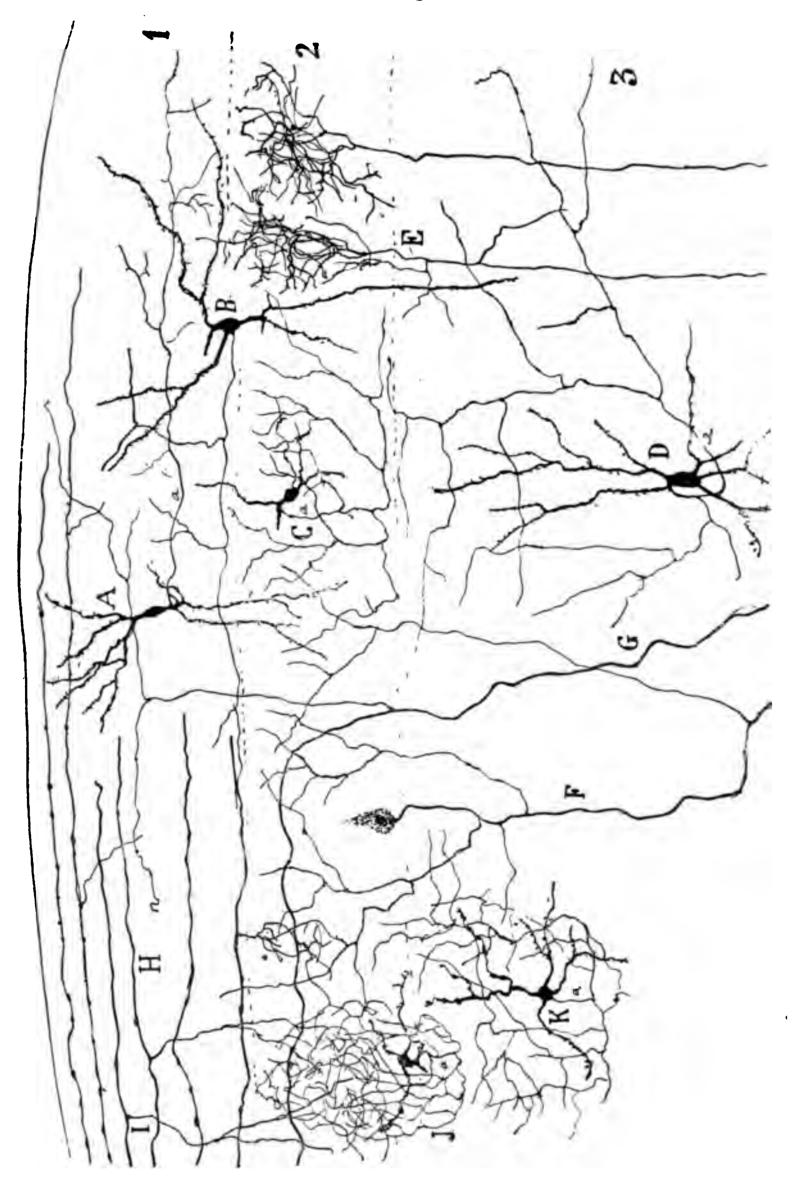
A, *B*, Zellen mit langem Axencylinder der zweiten Schicht; *C*, Zelle, deren Axencylinder sich in der zweiten Schicht verzweigte; *D*, *E*, *F*, *G*, Axencylinder in der zweiten und dritten Schicht liegender grosser Zellen; *H*, *K*, aufsteigende Fasern, welche mit Nervenfasernestern in der zweiten Schicht enden; *H*, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder.

1. Rückläufige Collateralen, aus Axencylindern der oberflächlichen polymorphen Zellen stammend und fast ausschliesslich inmitten der zweiten Schicht verzweigt (Fig. 20, *A*, *B*). 2. Hohe Collateralen aus grossen Zellen mit kurzem Axencylinder, welche in der dritten Schicht liegen. In Fig. 21 (Rinde der Katze) stellen wir bei *D* eine dieser Zellen dar und in Fig. 24, welche die Zellen mit kurzem Axencylinder in der limbischen Rinde des Menschen zeigt, bei *E* eine andere, deren Nervenfortsatz aufwärts zieht und an die zweite, dritte und vierte Schicht Aeste abgiebt. 3. Endverzweigungen von aufsteigenden Axencylindern aus Zellen der dritten und vielleicht einer tieferen Schicht. Eine Zelle dieser Art, nur kleiner und pyramidenförmig, ist in Fig. 20, *H* abgebildet.

Gewisse grosse Zellen, welche in der menschlichen Rinde angetroffen wurden, Fig. 22, *F*, *G*, und ihrem Aussehen nach den grossen Golgischen Zellen entsprechen, haben ebenfalls an der Bildung des genannten Plexus Theil, zu welchem sie eine lange aufsteigende, zwischen den polymorphen Riesenzellen mässig verzweigte Faser senden. 4. Dichte Verzweigungen in Form von complicirten pericellulären Nestern, welche sich in eine aufsteigende Faser fortsetzen; letztere kommt weit aus der Tiefe und kann auch einen Collateralzweig in die dritte Schicht senden. Diese interessanten Fasern, welche ich bis jetzt nur in der Rinde der Katze beobachtet habe, scheinen aus in tiefen Schichten liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder zu stammen; doch muss ich bemerken, dass ich den Übergang dieser Fasern in den aufsteigenden Axencylinder der Zellen der fünften und sechsten Schicht nicht darstellen konnte (Fig. 21, *E*).

Schicht der Quastenpyramiden. — Kölliker und Calleja fanden unabhängig von einander, dass die mittelgrossen und grossen Pyramiden der Sphenoidalrinde ebenso wie diejenigen der subradiculären Gegend des Lobulus frontalis ihre Basaldendriten zu einem absteigenden Pinsel vereinigt zeigen, eine Anordnung, welche ihnen ein originelles Aussehen verleiht; jedoch bezeichneten sie nicht genauer den Ort innerhalb der Rinde, wo sich diese Eigenthümlichkeit findet, noch wiesen sie dieselben beim Menschen nach, da sie Calleja nur bei der Maus, Kölliker nur bei der jungen Katze beobachtete. Es gelang mir,

Fig. 21.



Zellen mit kurzem Axencylinder der Sphenoidalriechrinde der Katze.

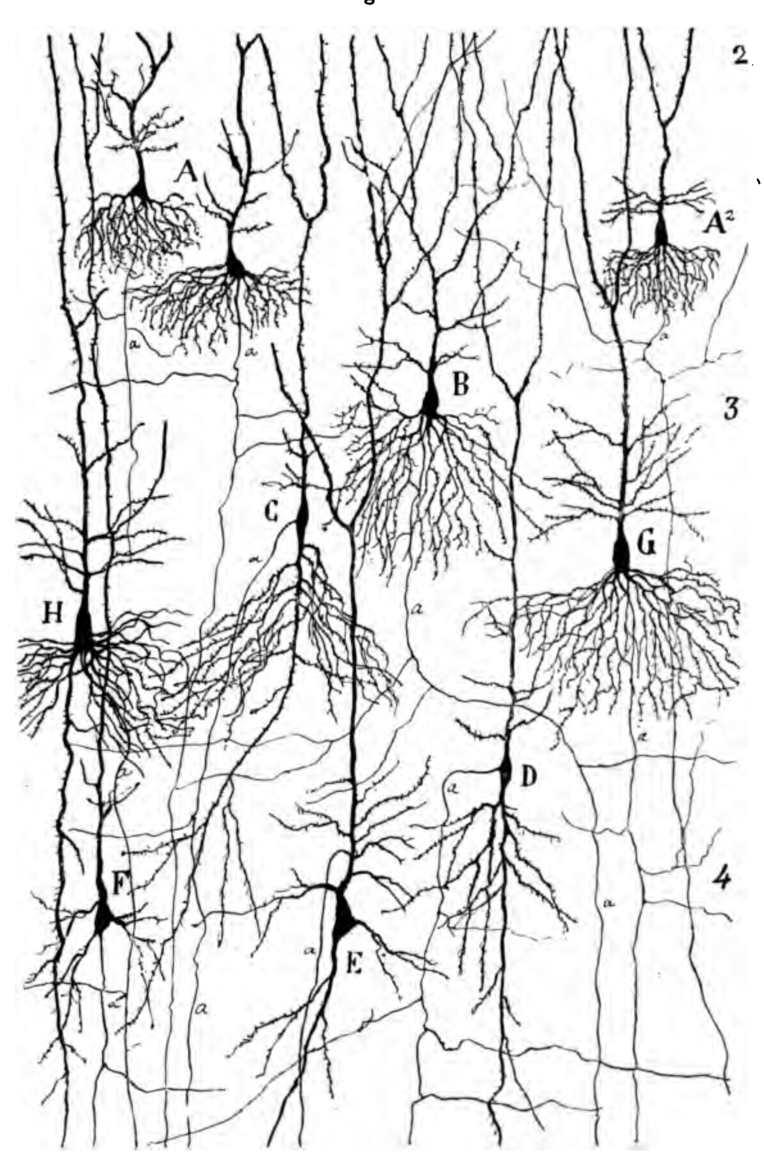
1, plexiforme Schicht; 2, grosse, polymorphe Zellen; 3, mittelgrosse und grosse Quastenzellen.

diese Zellen sowohl bei Maus, Katze und Hund, wie beim ein- bis zweimonatigen Kinde zu färben und festzustellen, dass sie sich nicht über den ganzen Lobulus pyriformis ausdehnen, sondern nur auf die Riechgegend, d. h. auf den centralen und äusseren Theil desselben. Diese interessante morphologische Besonderheit fehlt, wie wir bald sehen werden, sowohl im Subiculum wie in der Präsubiculargegend; sie beginnt auf der nach dem Ammonshorn hin gelegenen Seite des in Rede stehenden Gebiets und nimmt, je näher der Fissura limbica, zu. Im Bereich letzterer sind die absteigenden Büschel weniger dicht und verschwinden ganz im Boden der Furche.

Beim Menschen ist diese Anordnung viel deutlicher und schöner als bei den Säugethieren, wie aus Fig. 22 ersichtlich. Die Basaldendriten der mittelgrossen und grossen Pyramiden scheinen nicht so sehr Pinsel als Wollquasten zu bilden, welche aus einer Unzahl von varikösen, gekräuselten, stachligen und auf's Feinste verwickelten Fäden bestehen. Bei den kleinen und mittelgrossen Pyramiden ist der Fasernflachs von einer ausserordentlichen Zartheit und Complicirtheit, während bei den grossen tiefer gelegenen Pyramiden die Fäden dichter sind und sich leichter verfolgen lassen. Diese Quasten sind so charakteristisch, dass man an ihnen auf den ersten Blick die Sphenoidalriechrinde erkennt. Oft zeigt der Schaft in bestimmter Entfernung vom Körper mehrere dünne horizontale Dendriten, und nicht selten sieht man, wenn der Körper, statt pyramidenförmig, Spindelgestalt hat (Fig. 22, *C*), dass das absteigende Büschel aus dem unteren Protoplasmafortsatz entspringt. Noch zwei Einzelheiten sind zu erwähnen: von der Seite des Körpers entspringt niemals eine Dendrite, — ein seltenes Vorkommniss, da für gewöhnlich keine Pyramide der Seitenfortsätze ermangelt; und zu den Seiten des Körpers, zwischen der wollartigen Basalquaste und den unteren Dendriten des Radiärfortsatzes bleibt constant ein von Dendriten vollständig freier Raum (Fig. 22, A^2, *G*).

Der Axencylinder entspringt aus dem Basaltheil des Körpers, seltener bei den Spindelzellen, bei denen er auch aus einer Seite entspringen kann. Er zieht mehr oder weniger radiär abwärts, giebt einige Collateralen ab und pflegt sich, theils im Niveau der unteren polymorphen Zellen, theils später, in einen dicken, nach innen gerichteten Ast

Fig. 22.



Schnitt durch die Sphenoidalriechrinde des einmonatigen Kindes. In dieser Figur erscheinen die Schichten der quastenförmigen mittelgrossen und grossen Pyramiden und der Anfang der vierten oder derjenigen der polymorphen Zellen.

A, kleine Quastenzellen; *B*, *G*, *H*, grosse Quastenzellen; *D*, spindelförmige Zelle mit seitlichem Axencylinder; *E*, dreieckige Zelle mit bogenförmigem Axencylinder; *F*, gewöhnliche Pyramide.

und einen dünnen nach aussen gerichteten zu spalten. Zuweilen, wie in Fig. 22, *B*, neigt sich dieser Fortsatz plötzlich nach innen und giebt er an dieser Umbiegungsstelle zwei oder mehr Aeste ab. Im Fall der Bifurcation kann jeder Ast seinerseits Collateralen abgeben.

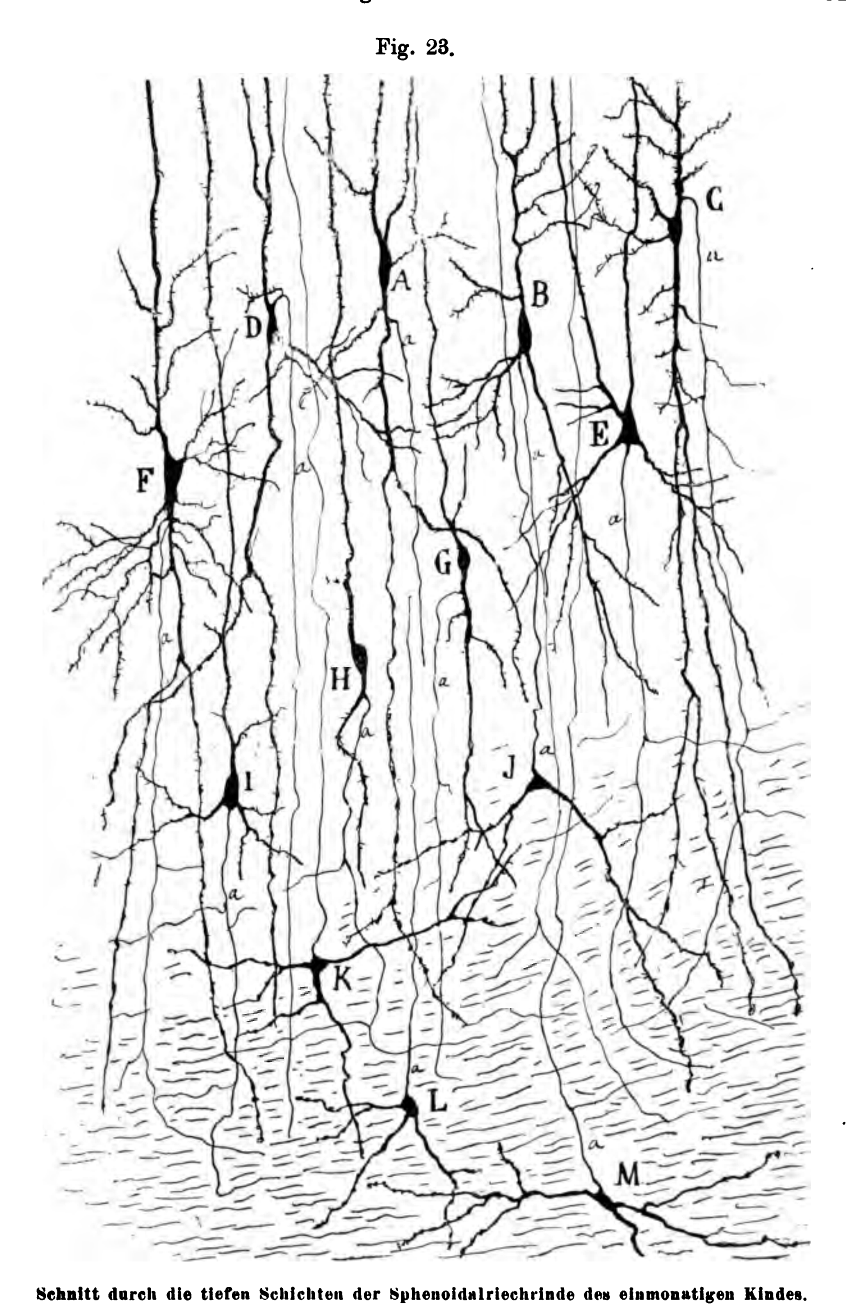
In der Rinde der Katze und des Hundes zeigen die Pinselzellen oder, wie Kölliker sagt, die Doppelpyramiden einen auf gleiche Weise angeordneten Axencylinder, d. h. derselbe ändert oft in grossen Bögen seinen — absteigenden – Verlauf und endet bald näher der weissen Substanz, bald entfernter von derselben mit einer Spaltung in einen inneren dicken und einen äusseren dicken, häufig quer durchschnittenen Ast. Ersterer schien mir nach vorn zur subventriculären Schicht der weissen Substanz zu ziehen, um schliesslich in den Nucleus lenticularis des Corpus striatum einzutreten; er stellt also eine Projectionsleitung dar. Der andere dürfte eine intracorticale Associationsbahn oder vielleicht auch eine Faser der vorderen Commissur sein.

Schicht der tiefen polymorphen (oder spindelförmigen und dreieckigen) Zellen. — Wie in Fig. 23, *A*, *B*, *C* zu beobachten, in welcher die gewöhnlichen Zellen dieser Schicht beim Menschen wiedergegeben sind, variirt ihre Morphologie ganz ausserordentlich. Man erkennt ausgeprägte Spindelzellen mit zwei starken Schäften, einem aufsteigenden und einem absteigenden (Fig. 23, *A*, *C*, *H*), dieser häufig bis in die weisse Substanz ziehend, jener bis in die plexiforme Schicht. Andere sind mehr wenig pyramidenförmig (*E*, *B*); endlich giebt es dreieckige mit einem kurzen, seitlichen, sich alsbald in Dendriten auflösenden Schaft neben den langen auf- bezw. absteigenden Fortsätzen.

Bei der Mehrzahl dieser Zellen und sogar bei den eigentlichen Pyramiden pflegt eine starke und verlängerte absteigende Dendrite nicht zu fehlen (*B*, *A*, *D*), welche sich häufig auch an den in den darüberbefindlichen Schichten gelegenen Zellen zeigt (Fig. 22, *H* und *D*). Auch im Gehirn der Katze lässt sich (Fig. 19, *H*, *I*, *L*) diese Regellosigkeit der Formen nachweisen, indem dreieckige, pyramiden-, spindel- und sogar halbmondförmige Zellen durcheinander liegen.

Der Axencylinder entspringt im Allgemeinen aus dem Basilartheil des Körpers, ausser bei den dreieckigen und spindelförmigen

Fig. 23.



Schnitt durch die tiefen Schichten der Sphenoidalriechrinde des einmonatigen Kindes.

A, B, C, D, E, F, G, H, verschiedene Typen von spindelförmigen und dreieckigen Zellen; *K, L, M*, Zellen der weissen Substanz mit aufsteigendem Axencylinder.

Zellen, bei welchen er oft von der Seite desselben und selbst aus der aufsteigenden radiären Dendrite (Fig. 22, *E*, *D* und Fig. 23, *C*, *D*) kommt. Wenn diese Anordnung deutlicher hervortritt, so beschreibt dieser Nervenfortsatz einen nach unten offenen Bogen, welcher an die Figur der von mir im Lobulus opticus der Vögel entdeckten und von van Gehuchten, Kölliker, P. Ramón und Riss bestätigten „Hirtenstab"-Zellen erinnert.

Die Schicht der polymorphen Zellen des Subiculums von Katze, Kaninchen und Maus ist besonders reich an Zellen mit aufsteigendem Axencylinder. Sie besitzen fast alle Spindel- oder Eiform und auf- und absteigende Dendriten; der Axencylinder, in Windungen verlaufend, vertheilt sich in den darübergelegenen Schichten und lässt sich manchmal bis in die plexiforme Schicht verfolgen.

Weisse Substanz. — Sie ist der allgemeine Vereinigungsort aller langen Axencylinder der oberflächlichen Spindel-, Quasten- und polymorphen Zellen. Diese Schicht, beim Menschen sehr dick, bildet bei kleinen Säugethieren einen dünnen subventriculären Rand, in welchem die Fasern vorwiegend nach aussen und vorn gerichtet sind, wie dem Nucleus lenticularis des Corpus striatum zustrebend. Ein genaues Studium der Bündel der weissen Substanz zeigt, dass zwei Kategorien von Fasern existieren: dünne, vielleicht in Collateralen oder Axencylinder mittelgrosser und kleiner Pyramiden sich fortsetzend, und dicke, in grosse Quastenpyramiden und voluminöse spindelförmige und polymorphe Zellen eintretend. Centrifugale Fasern, aus der weissen Substanz stammend, konnte ich nur im Subiculum und der präsubicularen Gegend finden, in welche, wie bald ausgeführt werden soll, zwei grosse Systeme exogener Fasern sich begeben.

Die weisse Substanz der menschlichen Sphenoidalrinde (centraler und äusserer Theil) enthält eine grosse Zahl von zerstreuten Nervenzellen. In Fig. 23, *K*, *L*, *M* sind einige der Zellen dargestellt, fast alle mit aufsteigendem Axencylinder versehen. Ihre Hauptform ist die dreieckige (*J*) oder die Eiform. Manche Zelle (*K*) ähnelte einer umgekehrten Pyramide. Der aufsteigende Axencylinder liess sich in seinem verticalen Verlauf auf lange Strecken verfolgen; jedoch ist er zu lang, um sein Endziel beobachten zu können. Ich nehme aber an,

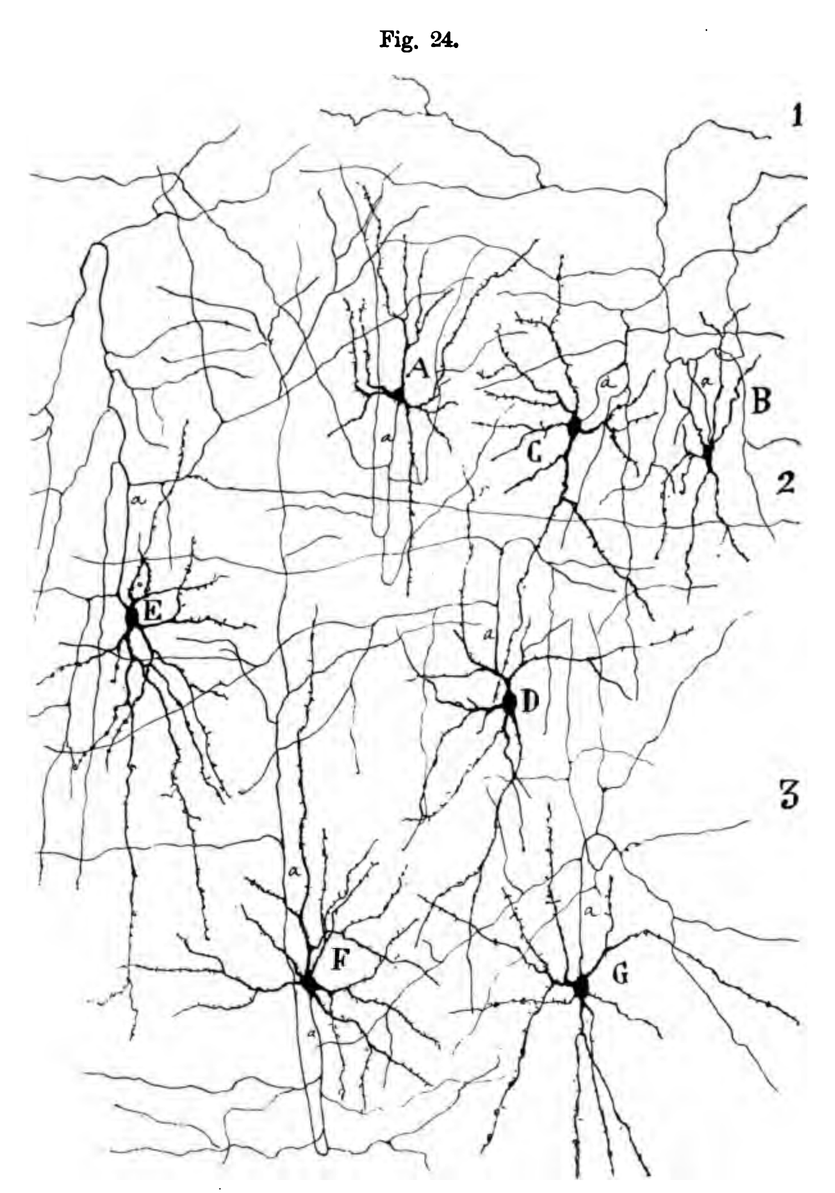
dass dieser functionelle Fortsatz bis in die erste oder plexiforme Schicht reicht, wie es an anderen Stellen der Rinde der Fall ist. Die Zellen mit aufsteigendem Axencylinder der weissen Substanz sind in der Riechrinde der Katze seltener, fehlen aber nie; in Fig. 19, *J* ist eine solche abgebildet.

Zellen mit kurzem Axencylinder und Nervengeflechte der unteren Schichten. — Wir haben weiter oben die in der zweiten Schicht liegenden Zellen mit kurzem Axencylinder erwähnt, sowie das Geflecht von endogenen und exogenen Fasern, welches die Körper der äusseren polymorphen Zellen einhüllt. Diese Geflechte zeigen sich, wenn auch viel weniger dicht und complicirt, auch in den übrigen Schichten der Sphenoidalrinde, besonders in der Schicht der grossen Quastenpyramiden und im oberen Gebiet der Zellen der fünften Schicht.

Unter den Zellen mit kurzem Axencylinder, welche den erwähnten Nervenplexus bilden helfen, beobachtet man folgende: 1. eine kleine oder mittelgrosse Zelle mit absteigendem Axencylinder, in der vierten und fünften Schicht verzweigt (Fig. 20, *I*); 2. eine grosse, eiförmige oder dreieckige, deren horizontaler oder aufsteigender Axencylinder eine grosse Zahl von horizontalen oder schrägen Aesten erzeugt (Fig. 21, *D*). Diesen analoge, jedoch zahlreichere Typen beobachtet man auch, wie aus Fig. 24, *D*, *F*, *G* ersichtlich, in der menschlichen Rinde. Oft beschreibt der abwärtsziehende Axencylinder einen nach oben offenen Bogen, um dann aufwärts zu steigen und, mit horizontalen und schrägen Aesten, über ein beträchtliches Rindenfeld sich zu verbreiten (Fig. 24, *F*).

Die erwähnten Geflechte sind locker und bestehen aus verschieden gerichteten Fasern; indessen an einigen Stellen der Riechrinde des Menschen, namentlich in ihrer äusseren Portion, zeigt die Schicht der grossen Quastenpyramiden einen zu einem horizontalen Bande angeordneten Plexus, in welchem die der Rinde parallelen Nervenfasern vorwiegen. An diesem Plexus paralleler Aeste betheiligen sich besonders lange horizontale Collateralen, aus mittelgrossen und kleinen, bald in der erwähnten, bald in der vorhergehenden Schicht liegenden Pyramiden stammend, desgleichen schräge und horizontale Collateralen von aufsteigenden Axencylindern mit anfänglich bogenförmigem Verlauf und zahlreiche Aestchen aus Zellen mit kurzem Axencylinder.

Fig. 24.



Zellen mit kurzem Axencylinder, in der Rinde der Hippocampuswindung des einmonatigen Kindes gefunden.

1, Plexiforme Schicht; 2, Schicht der äusseren polymorphen Zellen; 3, Schicht der Quastenpyramiden.

Wir resumiren: Die Riechrinde der Hippocampuswindung besitzt eine ganz charakteristische Struktur, welche sich von derjenigen der übrigen Rindengegenden durch folgende positive und negative Merkmale leicht unterscheidet:

1. durch das Vorhandensein einer Schicht von polymorphen Riesenzellen an Stelle der kleinen Pyramiden. Erstere ordnen sich an einigen Stellen zu Inseln an, welche mit Gruppen kleiner Zellen abwechseln;

2. durch das Vorhandensein einer Quaste feiner Dendriten an der Basis der mittelgrossen und grossen Pyramiden;

3. durch das Fehlen einer Körnerschicht, sowie derjenigen der grossen Pyramiden;

4. durch die oberflächliche Vertheilung (d. h. in der plexiformen Schicht) der sensorischen oder exogenen Nervenverzweigungen, welche sich in der optischen und motorischen Rinde bekanntlich in den tiefen Schichten vertheilen;

5. durch die relative Armuth an Zellen mit kurzem Axencylinder;

6. durch das Fehlen der zahlreichen für die menschliche Hirnrinde so charakteristischen doppeltgebüschelten und neurogliformen Zellen.

Die Riechrinde des Menschen ist daher die am wenigsten menschliche oder vervollkommnete aller Sinnessphären. Das Gepräge der niedrigeren Animalität enthüllt sich sogar in der oberflächlichen Lage des Plexus exogener Fasern, ein Verhalten, in welchem sich ein Organisationsmerkmal der Rinde der niederen Wirbelthiere widerspiegelt. Diese Entwicklungshemmung in der Structur ist andrerseits leicht zu begreifen, wenn man sich erinnert, dass der Riechsinn beim Menschen sich auf dem Wege der Atrophie befindet, oder wenigstens in einem ruhenden Zustand zum Unterschied von den übrigen Sinnen, welche, beim Menschen wie bei den höheren Thieren, sich zu vervollkommnen streben.

GEGEND DES SUBICULUMS.

Wie ich früher angab, charakterisirt sich das Subiculum durch folgende drei Punkte: 1. durch die ausserordentliche Stärke der ersten

Schicht, welche von zahlreichen aufsteigenden, aus der weissen Substanz stammenden Nervensträngen eingenommen erscheint; 2. durch das Vorhandensein von Inseln kleiner und mittelgrosser Pyramiden in genannter Schicht; 3. durch die structurelle Einfachheit der darunterliegenden Schichten, welche sich im Ganzen zu einer zusammenhängenden Formation von Pyramiden von mittlerer und regelmässiger Dimension reduciren.

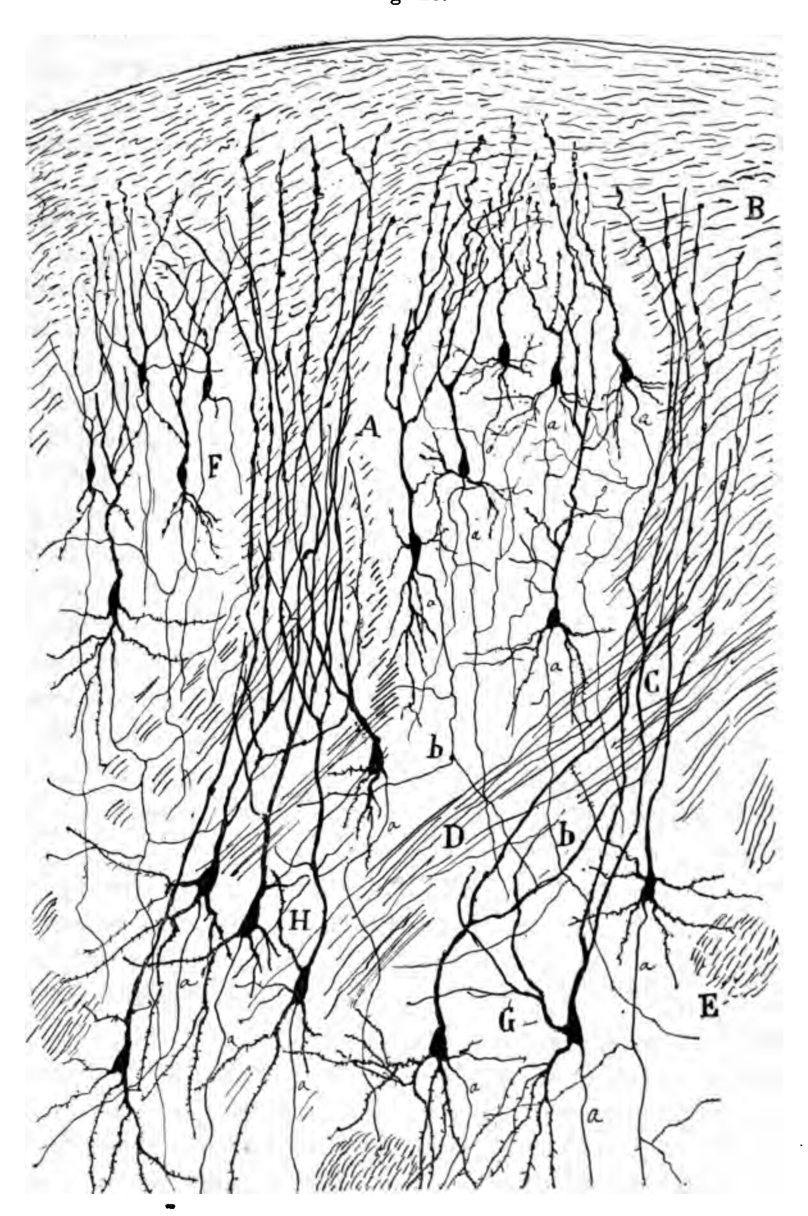
Erste (plexiforme) Schicht. — Beim Menschen mit der Golgischen Methode untersucht, zeigt diese Schicht eine Unzahl starker parallel gerichteter Nervenbündel, welche successiv vom Subiculum zur Molecularschicht des Ammonshorns und der Fascia dentata ziehen. Auf Querschnitten des Gyrus hippocampi erscheint die Mehrzahl dieser Fasern quer oder schräg geschnitten. Verfolgt man sie einzeln durch lange Strecken, so bemerkt man, dass sie viele Collateralen aussenden, welche auf das Stratum lacunosum und Stratum radiatum des Ammonshorns, einige wenige auf das Subiculum vertheilt sind; die Art der Endigung liess sich nicht feststellen.

In Nissl-Präparaten erscheinen zwischen die Pakete der Markfasern einige mittelgrosse Neurone eingestreut, über deren Einzelheiten ich nichts aussagen kann, da es nicht gelang, sie mit Chromsilber zu färben. Bei Katze und Kaninchen, wo ich sie gefärbt sah, bieten sie die Merkmale der Zellen mit kurzem Axencylinder.

Zellinseln. — In Nissl-Präparaten sehr deutlich, färben sie sich auch in Golgi'schen, wie aus Fig. 25, *A*, *F* ersichtlich, welche die Inseln der ersten Subicularschicht des 15tägigen Kindes zeigt.

Man bemerkt, dass die Zellen dieser Pleyaden mehr ei- als pyramidenförmig, und in den oberflächlichen Lagen kleiner als in den tiefen sind. Der Radiärschaft endet mit verschiedenen über die oberflächliche weisse Substanz verstreuten Dendriten. Der Axencylinder, dünn und gewunden, wendet sich nach innen und theilt sich gewöhnlich vor dem Eintritt in die tieferen Schichten der Rinde in einen inneren und äusseren Ast (Fig. 25, *b*). Im Anfangsverlauf sendet er mannigfache, gewöhnlich rückläufige Collateralen aus, welche zwischen den Zellen derselben Pleyade verzweigt sind (Fig. 25, *A*). Eine besondere Eigenthümlichkeit besteht darin, dass die Zellen der darunterliegenden Schich-

Fig. 25.



Schnitt durch die Windung des Hippocampus des 15tägigen Kindes. Subiculargegend.

A, Inseln kleiner Pyramiden; *B*, Masse oberflächlicher weisser Substanz; *C*, *D*, Bündel von Markfasern, welche in die tiefe weisse Substanz hinabziehen; *F*, eine andere Insel; *H*. mittelgrosse und grosse Pyramiden, deren Dendriten in die Balken weisser Substanz hinaufziehen; *b*, Endbifurcation des Axencylinders.

ten den Pyramideninseln fern zu bleiben scheinen, da ihre langen Radiärfortsätze, statt sie zu kreuzen, sich genau zwischen den Inseln, d. h. in den Balken der sie trennenden weissen Substanz vereinigen; auf diese Weise entstehen starke Bündel von interpyramidalen Dendriten, deren Büschel sich manchmal bis an die Oberfläche der Rinde erstrecken.

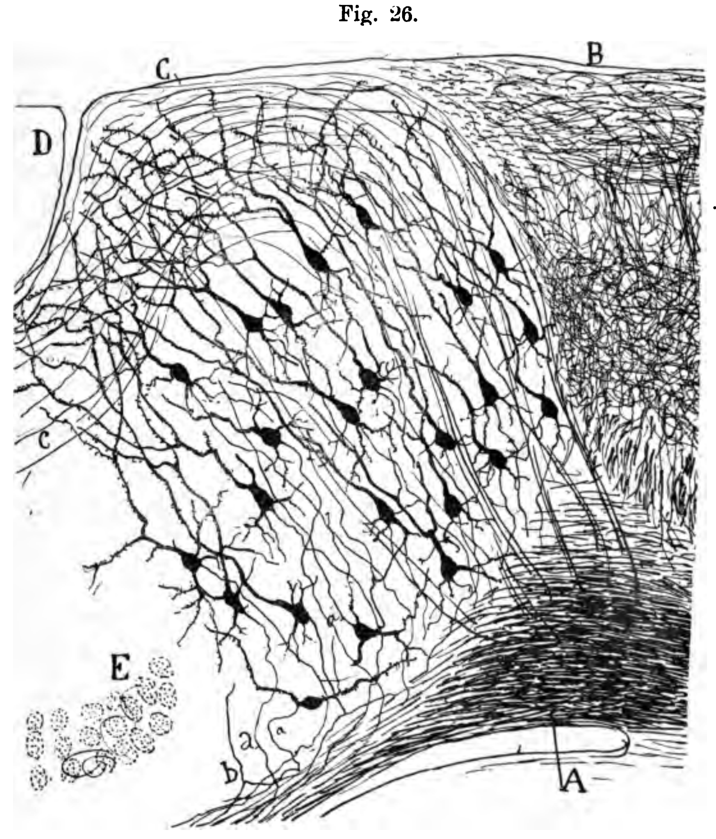
Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Unterhalb der plexiformen Schicht beginnt längs einer unregelmässigen, gezähnten Grenze eine dichte Formation ziemlich grosser Pyramiden, welche sich bis fast zur weissen Substanz erstreckt. Die mehr oberflächlichen Zellen sind zuweilen ei- oder spindelförmig, doch unterscheiden sie sich bezüglich ihrer Grösse wenig von den tieferen Pyramiden (Fig. 25, *G*, *H*). Jede Pyramide besitzt: einen Radiärschaft, häufig ohne bestimmte Richtung und durch die Anwesenheit aufsteigender Nervenbündel dislocirt, sowie durch die schon erwähnte Nothwendigkeit den Inseln der ersten Schicht auszuweichen, in welcher er sich verzweigt; ziemlich lange und verzweigte seitliche Dendriten; basilare Dendriten, welche zwar länger, aber niemals quasten- oder pinselförmig angeordnet sind, und endlich einen Axencylinder, welcher in die weisse Substanz hinabsteigt, wo er sich nach innen, gleichsam in der Richtung des Ammonshorns zu wenden scheint. Diesen Eintritt in letzteres beobachtet man namentlich im Subiculum der kleinen Säugethiere, bei welchen es sich, wie aus Fig. 26, b, ersichtlich, auch bestätigt, dass jene Faser sich in einen inneren, dicken für das Ammonshorn bestimmten Ast und einen dünnen, sich in der subiculären weissen Substanz verlierenden spaltet.

Zwischen diesen Pyramiden zeigt die menschliche Hirnrinde constant einige Zellen mit kurzem Axencylinder, bald vom kleinen sternförmigen Typus, bald vom grossen. Auch existiren Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der über die Molecularschicht und die benachbarten Lagen der Pyramiden sich verzweigt.

Schicht der polymorphen Zellen. — In Bündel horizontaler weisser Substanz eingestreut liegen hier verschiedene Neurone, im Allgemeinen dreieckig, sternförmig oder spindelförmig, kleiner als die Pyramiden der voraufgehenden Schicht, und mit Dendriten, welche nach verschiedenen Richtungen ziehen. Der Axencylinder entspringt oben aus dem Körper und begiebt sich unter Abgabe von Aesten bis in die Nähe

der Molecularschicht. Bei den Nagethieren, bei welchen ich diese Axencylinder besser verfolgen konnte, beobachtet man, dass sie Aeste über die ganze Schicht der Pyramiden aussenden, wobei die letzten

Fig. 26.



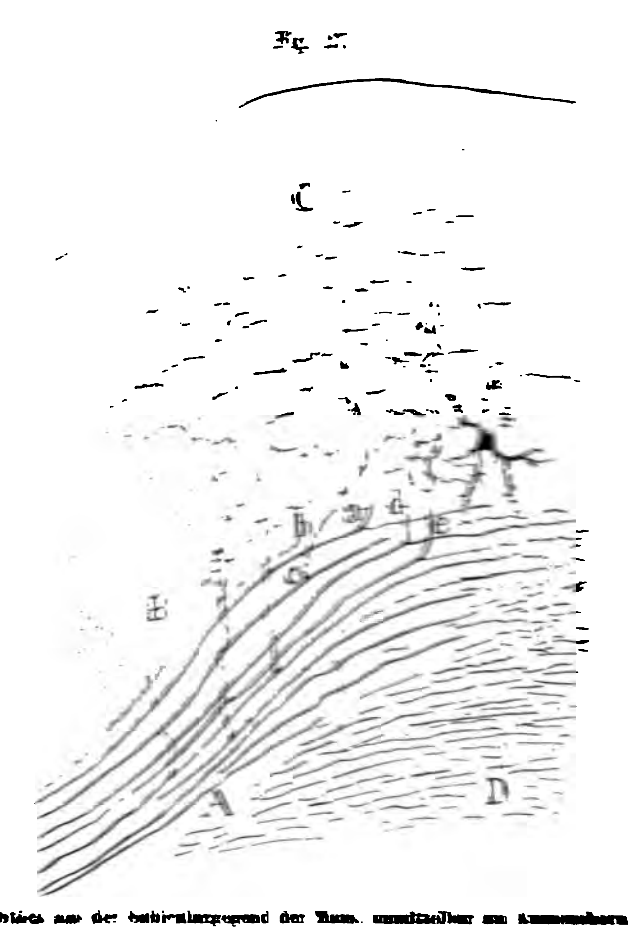
Sagittalschnitt durch das Subiculum der fünfzehntägigen Maus.

A, Spheno-ammonische Commissuralbahn; *B*, Präsubiculum mit seinen Endplexus; *C*. Subiculum; *D*, Fascia dentata; *E*, Anfang der Pyramiden des Ammonshorns; *a*, *b*, subiculäre Axencylinder, welche in das Ammonshorn eintreten.

Aeste bis in die plexiforme Schicht gelangen (Fig. 27, *g*). Ausser den Zellen mit aufsteigendem Axencylinder giebt es in dieser Schicht auch einige Pyramiden oder Spindelzellen mit langem Radiärfortsatz und einem in eine Faser der weissen Substanz übergehenden Axencylinder.

Weisse Substanz. — Sie bildet beim Menschen eine mächtige, bei den Nagethieren eine weniger grosse Formation, welche sich von der vorausgehenden Schicht bis in die Nähe des Ventrikels erstreckt. Nach

Fig. 27.



Stück aus der Subicularregion der Maus, unmittelbar am Ammonshorn.

[illegible] der Alveus eintretendes Bündel. [illegible] Commissuralbahn. C. Nervenverzweigungen in [illegible] Endfasern [illegible] centrifugale [illegible] in der weissen Substanz [illegible] Axencylinder.

aussen geht dieser Faserstrang in den nicht weniger starken unter der präsubicularen Gegend gelegenen über und verschmälert sich allmählich nach innen zu, indem er die weisse Substanz des Alveus bildet. Die Weigert-Pal-Präparate zeigen, namentlich bei den Nagethieren, im

subiculären Winkel des Ventrikels zwei Schichten von Nervenfasern: die tiefe, subventriculäre Schicht, aus dünnen Markfasern bestehend (Fig. 27, *D*), und die oberflächliche, von dicken Fasern gebildet.

Die subventriculäre Schicht (Fig. 27, *D*) hat wenig Verbindungen mit dem Subiculum. Eine genaue Untersuchung von Schnittserien (sowohl nach Golgi wie nach Weigert [bei kleinen Säugethieren] gefärbt) lehrt, dass diese Fasern commissurale Axencylinder sind, welche in einem bestimmten Centrum des Occipitalrandes entspringen und einen Längsfaserzug bilden, der von unten nach oben, wenigstens in seiner unteren Hälfte, durch den Hinzutritt neuer Bestandtheile wächst, ein Zug, der, an der Mittellinie unterhalb des Corpus callosum angelangt, das Psalterium dorsale bildet.

Die dicken Fasern bilden, wie wir sehen werden, einen anderen wichtigen exogenen Weg, der bei allen von mir studirten Wirbelthieren constant im Niveau des subiculären Winkels des Ventrikels liegt. Im Gegensatz zum erstgenannten Zug verkleinert sich dieser von unten nach oben, verschwindet fast ganz in der Nähe des Psalterium dorsale und verschiebt sich allmählich nach innen, d. h. nach dem Ammonshorn zu Bekanntlich trennen sich von diesem Zug Bündel, welche in verschiedenen Radien die subiculäre Rinde kreuzen und in die plexiforme Schicht eintreten, um schliesslich, nach innen und vorn ausweichend, in das Ammonshorn sich zu begeben. Vom Ursprung und Ende dieser bedeutenden exogenen Bahn werden wir später sprechen.

Das Subiculum enthält auch verzweigte Nervenfasern. Wie in den Fig. 27, *a* und 30 *h* zu sehen, entspringen aus der weissen Substanz zwischen der grossen exogenen Bahn und den ersten Pyramiden des Ammonshorns zahlreiche Collateralen im rechten oder stumpfen Winkel, welche sich zwischen den subiculären Zellen verzweigen und einen complicirten Plexus bilden, der sich nicht bis in die plexiforme Schicht zu erstrecken scheint. Ausserdem beobachtet man auch die Endigung von Terminalfasern, welche zu einer lockeren, üppigen Verzweigung aufgelöst sind. Diese Fasern stammen offenbar aus dem Ammonshorn, da man sie über lange Strecken nach dem Gebiet des Alveus sich verlängern sieht. Kurz vor ihrem Ende zeigen sie zweierlei Verhalten: die einen, weniger zahlreichen, spalten sich einfach

und verzweigen sich im Subiculum (Fig. 27, *b*); die anderen, zahlreicheren, spalten sich in einen dicken Endast, der sich im Subiculum verzweigt, und einen dünnen, in der ursprünglichen Richtung des Axencylinders sich fortsetzenden, der vielleicht in entfernten subiculären Gegenden endet (*a*). Schliesslich erinnern wir daran, dass aus dem Subiculum Axencylinder hervorgehen, die sich häufig in zwei Aeste spalten, von denen der eine in das Ammonshorn eintritt, der andere, im Allgemeinen dünnere in das Markfaserlager der erwähnten exogenen Bahn oder in die benachbarte weisse Substanz sich begiebt (Fig. 27, *e*, *d*).

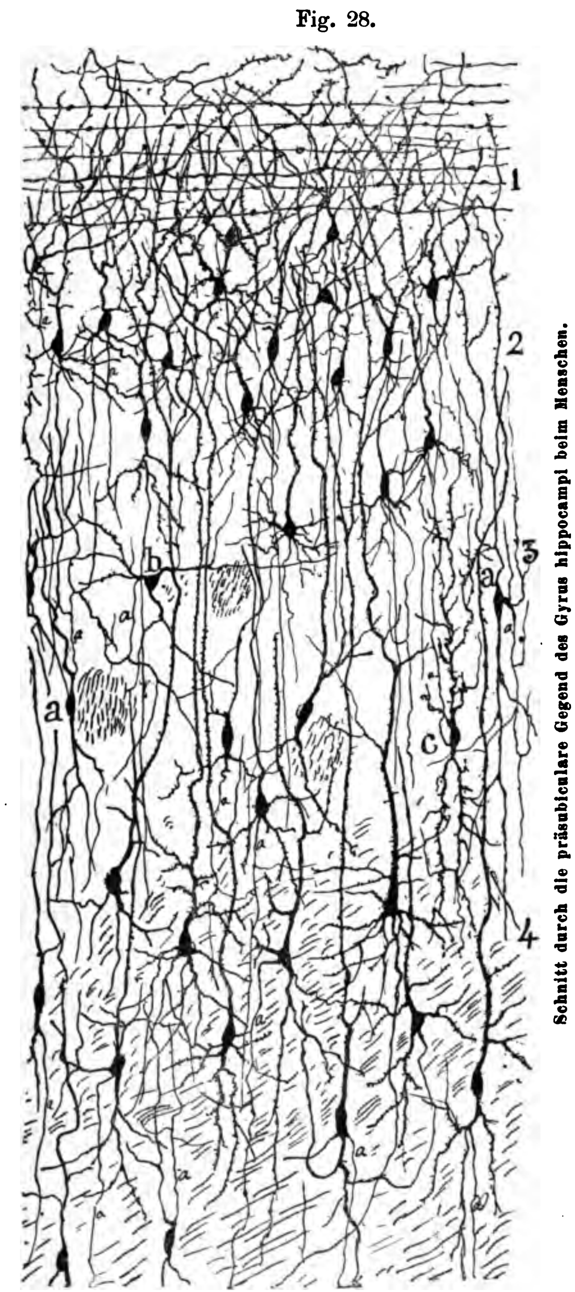
Die beiden Thatsachen, dass im Subiculum Fasern existiren, welche für das Ammonshorn bestimmt sind, und solche, welche aus ihm kommen, scheinen zwei Annahmen verständlich zu machen, nämlich dass entweder zwischen beiden Centren, dem Subiculum und Ammonshorn, eine gegenseitige Beziehung stattfindet, was allerdings wenig wahrscheinlich ist, oder zwischen den beiden Subiculis, gleichwie es beim Ammonshorn der Fall, eine Commissuralbahn besteht. Es könnte ebenso aus dem Subiculum eine in die Fimbria sich erstreckende Projectionsbahn hervorgehen; bei dieser Annahme wäre die Analogie zwischen beiden Centren noch grösser, da bekanntlich die Fimbria hauptsächlich die Projectionsbahn des Ammonshorns birgt.

PRÄSUBICULÄRE GEGEND DER SPHENOIDALRINDE.

Die Anwendung der Golgi-Methode auf die Analyse dieses Gehirngebiets gab mir beim Menschen nicht so gute Resultate wie bei den Thieren. Im Allgemeinen entwickeln sich seine Zellen langsamer als die der Riechrinde, demzufolge ich sehr oft in denselben Schnitten, deren Riechgegend sich gut färbte, keine vollständig gefärbte Zelle fand. Jedenfalls genügen die erzielten, wenn auch lückenhaften Resultate, um die Behauptung zu rechtfertigen, dass dieses Gebiet des Gyrus hippocampi besondere, den benachbarten Territorien fremde Eigentümlichkeiten besitzt.

Plexiforme Schicht. — Sie hat weder beim Menschen noch bei den Thieren Riechfasern. Dagegen liegen in ihr zahlreiche Markfasern, welche aus der unter dem Ventrikelwinkel gelegenen weissen Substanz

Fig. 28.



Schnitt durch die präsubiculare Gegend des Gyrus hippocampi beim Menschen.

1, Plexiforme Schicht; 2, Schicht der kleinen spindelförmigen und dreieckigen Zellen; 3, plexiforme Schicht; 4, mittelgrosse Pyramiden; *a*, spindelförmige Elemente mit kurzem Axencylinder; *b*, Sternzelle mit kurzem Axencylinder; *c*, spindelförmige Zelle mit aufsteigendem Axencylinder und stachligen Dendriten.

kommen, wie man in Weigert-Pal-Präparaten beobachtet. Beim Menschen fand ich ausserdem alle die gewöhnlichen Structur-Bestandtheile dieser Schicht, besonders die grossen Horizontalzellen und die Zellen mit kurzem Axencylinder.

Schicht der kleinen Spindel- und Pyramidenzellen. — In Fig. 28, 2 stelle ich einige dieser Zellen dar, deren Form äusserst variabel ist, wenn auch die Ei- und Spindelform vorherrscht. Von ihrem äusseren Ende entspringt der dünne Radiärschaft, der sich in der ersten Schicht verzweigt, während vom inneren bald eine Gruppe von zarten Basilardendriten, bald ein sich sogleich in einige absteigende Aestchen auflösender Schaft ausgeht. Der feine Axencylinder, der oft an seinem Ursprung etwas gebogen ist, zieht nach unten, um sich in tiefen Schichten zu verlieren, nachdem er an die erste und zweite zwei oder mehr sehr zarte rückläufige Collateralen abgegeben hat.

Bei Maus und Kaninchen ist, wie aus Fig. 29, 2 ersichtlich, der spindelförmige Typus der in der zweiten Schicht vorherrschende; er wechselt hier und da mit einer kugligen oder pyramidalen Zelle ab. Die Kürze der Entfernungen gestattete mir den Axencylinder bis in die weisse Substanz zu verfolgen, wo er sich in eine feine Nervenfaser der oberflächlichen exogenen Bahn fortzusetzen scheint.

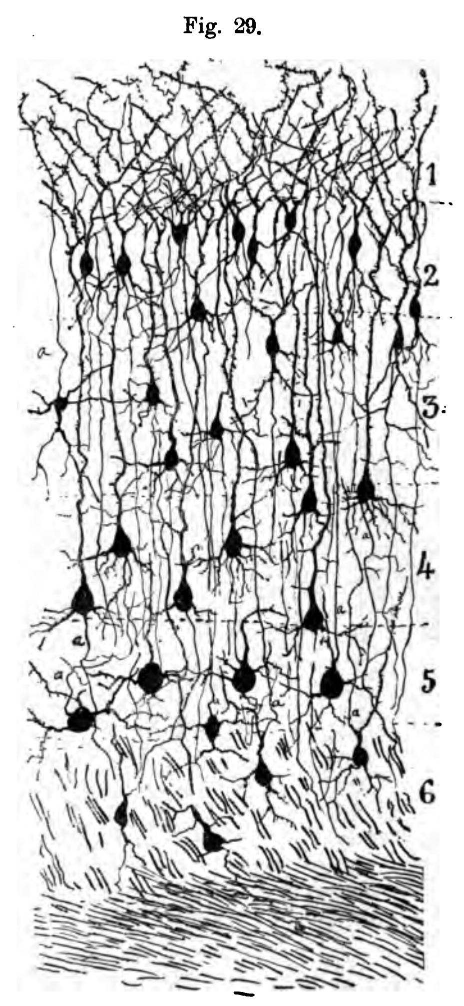
Plexiforme Schicht. — Die unter der zweiten gelegene zellenarme Schicht beherbergt kleine und mittelgrosse Zellen, welche, vielleicht in ihrer Mehrzahl, zum spindelförmigen Typus mit auf- oder absteigendem Axencylinder gehören, welcher letztere sich alsbald in dieser Schicht selbst oder in der ersten und zweiten verzweigt. Diese spindelförmigen Zellen, von denen wir drei Exemplare in Fig. 28, *a*, *c* darstellen, scheinen etwas modificirte Varietäten der doppeltgebüschelten Zellen anderer Rindengegenden darzustellen. Ausserdem enthält diese Schicht Sternzellen mit kurzem Axencylinder des gewöhnlichen Typus (Fig. 28, *b*) und kleine und mittelgrosse Pyramiden.

Bei der Maus fand ich, neben den mittelgrossen und kleinen Pyramiden und dieser und jener Zelle mit kurzem Axencylinder, der für die erste Schicht bestimmt ist (Fig. 31, *C*), in der oberen Ebene dieser Schicht gewisse kuglige, ziemlich grosse Zellen mit radiären und varikösen Dendriten und einem gewöhnlich horizontalen oder aufsteigenden Axen-

cylinder, der sich in eine dichte Verzweigung auflöst; diese ist um die Zellen der zweiten Schicht angeordnet und besonders in der Tiefe der ersten concentrirt.

Der wichtigste Factor in der Construction der dritten Schicht ist ein sehr dichtes Geflecht, welches von der Endverzweigung zahlloser exogener Fasern gebildet wird; dieselben kommen aus der weissen Substanz unterhalb des Ventrikelwinkels. Das Vorhandensein dieses ausserordentlich reichen Plexus unterscheidet auf den ersten Blick an guten Golgi-Präparaten die präsubiculare Gegend von dem Subiculum und der Riechportion des Lobulus pyriformis. Die Ausdehnung und der Faserreichthum dieses Nervenplexus beim Menschen machen eine genaue Analyse desselben unmöglich; jedoch lässt er sich bei einer 12—20tägigen Maus vollkommen zergliedern (Fig. 30, *F*); man beobachtet, dass die Mehrzahl seiner Fasern aus der benachbarten Ebene der weissen Substanz stammen, sich wiederholt im Niveau der fünften und sechsten Schicht spalten und sich in freie Verzweigungen auflösen, welche alle Schichten, mit Ausnahme der zweiten, bedecken; letztere durchkreuzen zahlreiche aufsteigende

Fig. 29.

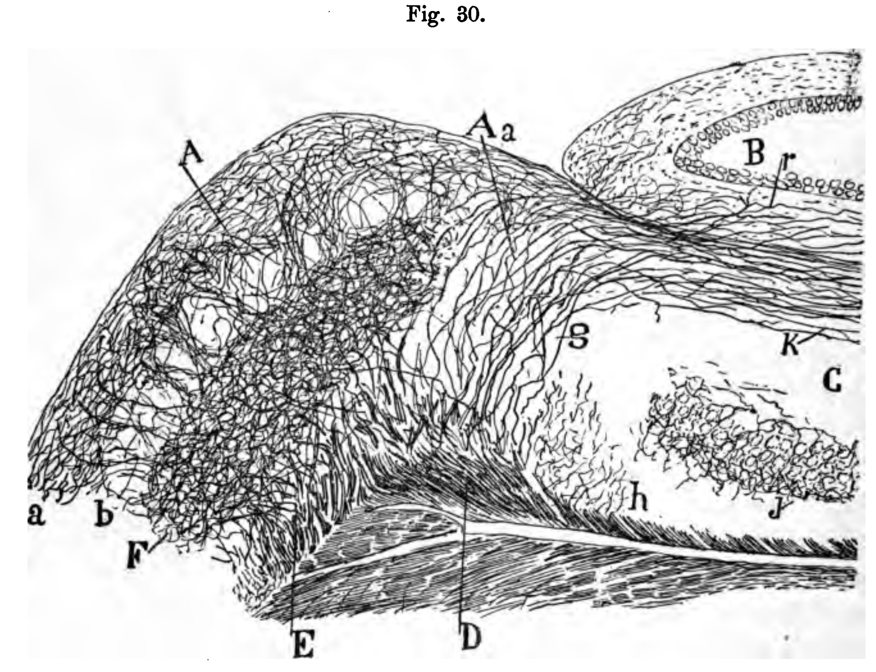


Schnitt durch die präsubiculare Rinde der Maus.

1, plexiforme Schicht; 2, Schicht der spindelförmigen Zellen; 3, plexiforme Schicht; 4, Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden; 5, Schicht der kugligen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder; 6, Schicht der polymorphen Zellen und weisse plexiforme Substanz.

Aestchen unter Bildung von unregelmässigen Bündeln. Viele der genannten Aestchen verlaufen, nachdem sie die erste Schicht erreicht haben, horizontal bis über das Subiculum hinaus und treten in das Ammonshorn. Von dem Ursprung und der Endigung dieser wichtigen exogenen Bahn werden wir später zu sprechen haben.

Fig. 30.



Sagittalschnitt durch Subiculum und Präsubiculum der Maus.

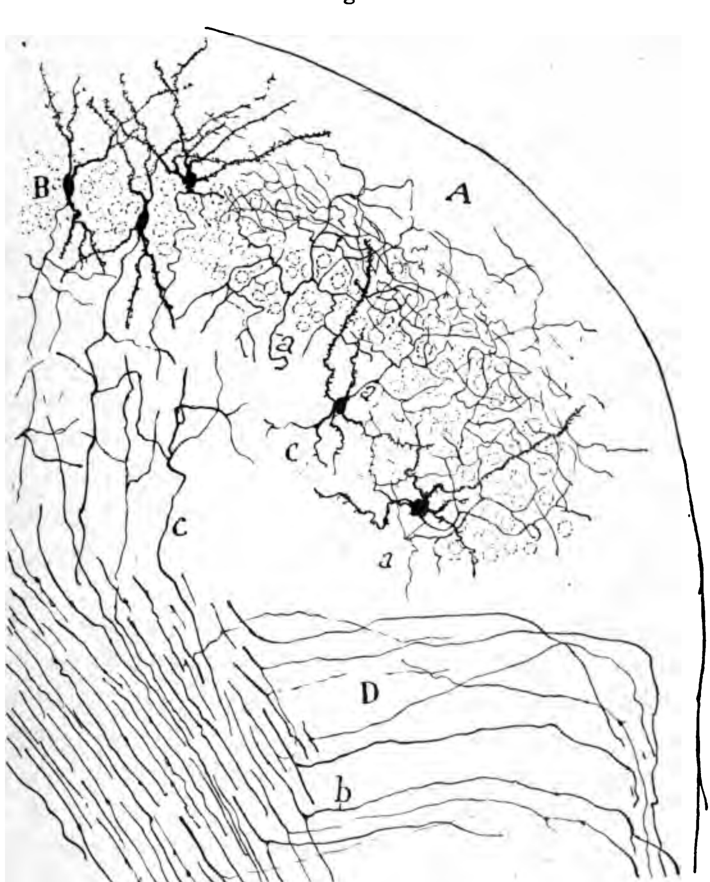
A, Präsubiculum; *B*, Fascia dentata; *C*, Ammonshorn; *D*, spheno-ammonischer Commissuralstrang; *E*, weisse plexiforme Substanz, unter dem Präsubiculum liegend; *F*, dichter Endplexus von exogenen, centripetalen Fasern; *a*, plexiforme Schicht; *b*, Schicht der spindelförmigen Zellen; *g*, perforirende Bündel; *h* Collateralen für die Subicularrinde.

Oben erwähnten Plexus — einer der wichtigsten und reichsten im ganzen Centralnervensystem — habe ich auch bei der Katze und dem Kaninchen gefärbt.

Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Diese Sphenoidalgegend besitzt keine Riesenpyramiden, und die Zellen, welche drinnen enthalten sind, sind nicht grösser, als die mittelgrossen

Pyramiden. Wie aus Fig. 28, 4 ersichtlich, ist sogar die Pyramidenform rar; zahlreicher vertreten sind die dreieckigen und Spindelzellen

Fig. 31.



Zellen mit kurzem Axencylinder der präsubicularen Rinde (*A*) der Maus.

A, plexiforme Schicht; *B*, Spindelzellen; *D*, aus der weissen Substanz des Subiculums stammende perforirende spheno-ammonische Fasern; *a*, Axencylinder der Zellen mit kurzem Axencylinder; *c*, Axencylinder, welche im Präsubiculum entsprungen sind und in die spheno-ammonische Commissuralbahn einmünden.

mit dickem Radiärschaft und einem absteigenden, sich alsbald verzweigenden Fortsatz. Der Axencylinder, bei der Mehrzahl absteigend, lässt sich bis

in die weisse Substanz verfolgen. Nicht selten trifft man die Spindelzellen mit aufsteigendem Axencylinder und die Golgischen Sternzellen.

Schicht der dreieckigen und Spindelzellen. — Es befinden sich in ihr zahlreiche spindelförmige, dreieckige, eiförmige oder pyramidale Zellen, meist von mittlerer oder geringer Grösse und mit einem absteigenden Axencylinder versehen, der sich in eine Faser der weissen Substanz fortsetzt. Die Bifurcationen sind sehr zahlreich. Einige Spindel- oder dreieckige Zellen, ohne langen Radiärschaft, senden ihren Axencylinder in die höheren Schichten.

Beim Kaninchen und der Maus lässt sich diese tiefe Schicht wegen ihrer geringen Ausdehnung leicht analysiren; sie zeigt zwei Unterschichten: die äussere (Fig. 29, 5), schmal und fast ausschliesslich mit grossen sphärischen oder pyramidalen Zellen bevölkert, mit aufsteigendem, in die erste Schicht ziehendem Axencylinder; die innere, breitere, von den Bündeln der weissen Substanz durchquerte, mit birnenförmigen, dreieckigen oder eiförmigen viel kleineren Zellen mit theils langem in eine Faser der weissen Substanz sich fortsetzendem, theils aufsteigendem Axencylinder (Fig. 29, 6). Die äussere Unterschicht erscheint in gewissen präsubicularen Gegenden an einigen Punkten unterbrochen und ohne deutliche Differenzirung.

Weisse Substanz. — Beim Menschen erreicht diese Formation eine enorme Dicke, indem sie sich von der Nachbarschaft des Ventrikels bis in die fünfte Schicht und darüber hinauserstreckt. In Golgi-Präparaten von einem 15tägigen Kinde — einer Zeit, in welcher die präsubiculare weisse Substanz noch kein Mark besitzt, — steigen die Faserbündel bis in die dritte Schicht und nehmen die ganze vierte und fünfte ein. Dieser Faserreichthum, welcher in Form und Anordnung der einzelnen Schichten bedeutende topographische Verschiedenheiten erzeugt, macht den Versuch, Ursprung, Verlauf und Endigung der exogenen Fasern festzustellen, illusorisch und erschwert nicht wenig die Verfolgung der endogenen Fasern.

Infolge dieser Schwierigkeiten musste ich auf jene kleinen Säugethiere zurückgreifen, bei welchen sich die weisse Substanz auf ein Minimum reducirt zeigt, wie bei Maus, Meerschweinchen und Kaninchen. Bei diesen Thieren beobachtet man leicht, dass die präsubiculare weisse Substanz wie die des Subiculums zwei Fasergebilde besitzt: ein tiefes,

subventriculäres, aus feinen Fasern (Fig. 41 *G*) bestehend, welches, wie sagittale und frontale Serienschnitte zeigen, sich in das dorsale Psalterium fortsetzt, und ein oberflächliches, unter der präsubicularen Rinde, von dicken Fasern dargestellt, welche zu Bündelchen angeordnet sind, die in Sagittalschnitten schräg oder quer geschnitten erscheinen (Fig. 30, *E* und 41, *e*).

Die jene oberflächliche Schicht der weissen Substanz bildenden Fasern sind dreierlei Art: 1. Einige stellen die Fortsetzung der Axencylinder der präsubicularen Rinde dar, eine Fortsetzung, welche häufig unter Bifurcation in einen dicken und dünnen Ast stattfindet. In den Sagittalschnitten des Gehirns der viertägigen Maus habe ich einige Mal beobachtet, dass einer der Aeste, gewöhnlich der dickere, definitiv nach innen und vorn zieht (nachdem er einen aufsteigenden Verlauf durch die hier in Rede stehende Schicht genommen) und in die spheno-ammonische Commissuralbahn eintritt. Diese Fortsetzung ist besonders in den seitlicheren Sagittalschnitten deutlich erkennbar (Fig. 31). 2. Zahlreiche verzweigte Fasern, welche aus der weissen Substanz kommen und sich in den früher beschriebenen dichten Plexus fortsetzen. 3. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass aus der erwähnten Schicht dicker Fasern Collateralen hervortreten, welche sich in der präsubicularen Rinde verzweigen und welche ebensowohl aus endogenen wie aus exogenen Fasern stammen können.

Die vorstehenden Ausführungen über die Structur der Subicular- und Präsubicularrinde machen die Annahme höchst wahrscheinlich, dass diese Sphenoidalgebiete keine Bedeutung für die Funktion des Riechens haben. Sie scheinen aus der äusseren Wurzel keine Fasern zu empfangen noch mit der unteren sphenoidalen Riechrinde, dem Sitz der Ausbreitung der direkten Riechfasern, wesentliche Verbindungen zu haben. Jedoch ist die Frage, ob diese Regionen olfactive sind oder nicht, noch ungelöst; sie erfordert noch eingehendere Untersuchungen.

Capitel IV.

AUS DER UNTEREN SPHENOIDALRINDE STAMMENDE BAHNEN.

Die untere Sphenoidal- oder Riechrinde besitzt wie alle Sinnessphären drei centrifugale Bahnen: 1. eine commissurale Bahn, mittelst welcher sie mit der homonymen Rinde der anderen Seite in Verbindung tritt; 2. eine Projectionsbahn, welche nach Kreuzung des Corpus striatum und nachdem sie im Pyramidensystem abwärts gezogen ist, in den motorischen Centren des Bulbus und der Medulla spinalis endet; 3. eine innere Associationsbahn, welche hauptsächlich die vorderen Theile der Sphenoidalrinde mit den hinteren verbindet. Von den dem Präsubiculum entsprossenen Bahnen wird bei den exogenen Bahnen des Ammonshorns die Rede sein.

Vordere Commissur. — Es besteht seit den bedeutenden Arbeiten von Ganser[30]) und Gudden und ihren Bestätigungen durch Edinger, Kölliker, Elliot Smith, Löwenthal, Probst und Anderen allgemein die Ansicht, dass diese Commissur ein Verbindungssystem der symmetrischen Theile der Rinde des Rhinencephalon, d. h. des Bulbus olfactorius, des Lobulus pyriformis, der Amygdala und der subradiculären Gegend der unteren Seite des Stirnlappens, darstelle. Die alte Ansicht von Meynert, welcher diese Bahn für ein gemischtes System von Commissuren- und gekreuzten Fasern hielt, mittelst deren sich der Bulbus olfactorius der einen Seite mit der entgegengesetzten Hemisphäre verbinden sollte, ist heute mit Recht verlassen.

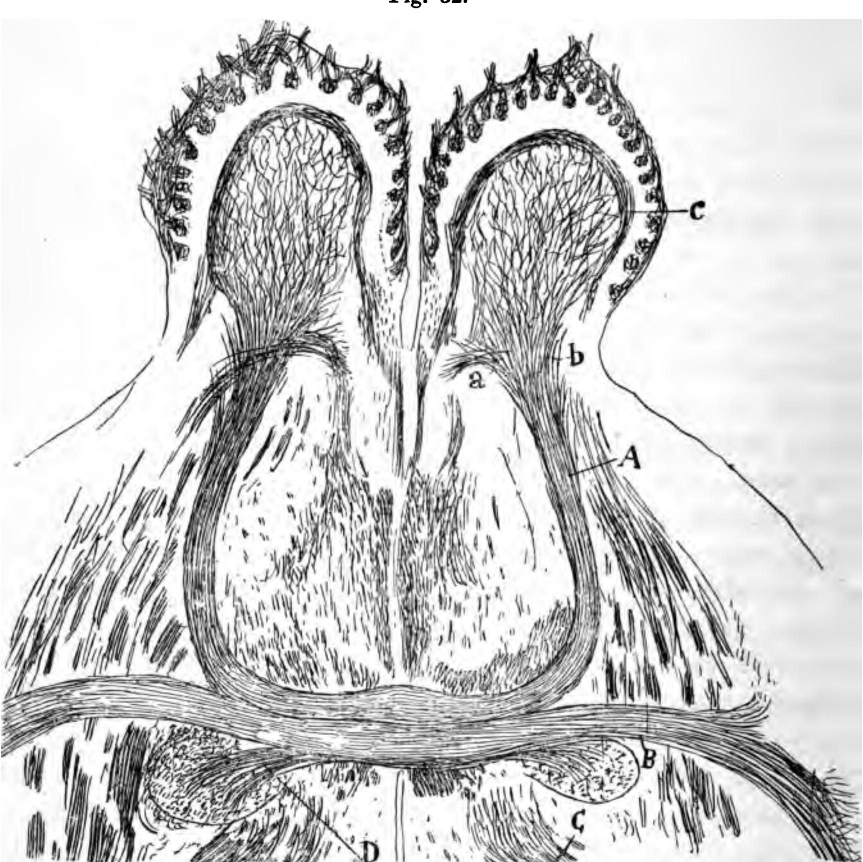
Der Beweise für den interolfactiven Charakter der vorderen Commissur existiren so viele und so sichere, dass wir sie nicht näher auf-

zuzählen brauchen. Abgesehen davon, dass diese Commissur bei den Thieren mit besonders entwickeltem Geruchssinn (Maulwurf, Hund, Kaninchen, Maus etc.) einen grossen Umfang erreicht, hingegen bei mikrosmatischen Thieren sehr klein ist, giebt es zwei entscheidende Beweise dafür: 1. die symmetrische Degeneration der erwähnten Commissur nach Exstirpation der Nervencentren, aus denen sie stammt. Ich habe, nach dem Vorgang von Löwenthal und Probst, beim Kaninchen und Meerschweinchen den Bulbus olfactorius durchschnitten und constant eine Degeneration der vorderen Hälfte der Commissur, d. h. des bulbären Theils derselben gefunden, eine Degeneration, welche sich auf die gesunde Seite bis in die Schicht der Körner des Bulbus olfactorius fortsetzt. Wenn der Lobulus pyriformis lädirt ist, beschränkt sich die Degeneration auf den hinteren oder sphenoidalen Theil der Commissur. 2. Einen sicheren Beweis liefert ferner die direkte anatomische Beobachtung der verticalen und horizontalen Schnitte durch das Gehirn der kleinen Säugethiere nach voraufgegangener Färbung nach Weigert oder noch besser, wie ich es that, nach Golgi. Diese Serienschnitte lehren überdies ohne jeden Zweifel, dass die vordere Commissur, wie Ganser zeigte, Edinger, Obersteiner, Kölliker und andere bestätigten, aus zwei Strängen besteht: einem vorderen, hufeisenförmigen, dessen Schenkel nach vorn ziehen und in die Bulbi olfactorii eintreten, und einem hinteren, dessen Schäfte, nach hinten gerichtet, sich im Lobulus pyriformis und der benachbarten Sphenoidalrinde verlieren.

Vorderer (bulbärer) Theil der Commissur. — Wie aus Fig. 32, *A* ersichtlich, sind die Fasern des vorderen oder interbulbären Theils zart, wenn auch nicht so zart wie die des hinteren, verlaufen in compactem Bündel quer zur Mittellinie, ohne sich zu verzweigen oder die Richtung zu ändern; in der Nähe des Corpus striatum angelangt, nicht weit von der grossen Olfactoriusprojectionsbahn, krümmen sie sich, wenden sich dorsoventral und erreichen den Lobulus frontalis. Im Niveau des Kopfes des Corpus striatum theilt sich das Bündel fächerförmig in drei Hauptstrahlungen: die äussere oder dicke für die seitliche und untere Hälfte des Bulbus und des Pedunculus desselben, die mittlere für den inneren Sector des Bulbus und die innere, welche direkt nach innen zieht, einen Bogen mit nach hinten gerichteter Con-

cavität beschreibt und sich in der oberen Bulbärgegend, sowie in der grauen Rindensubstanz der oberen Ebene des Pedunculus olfactorius

Fig. 32.



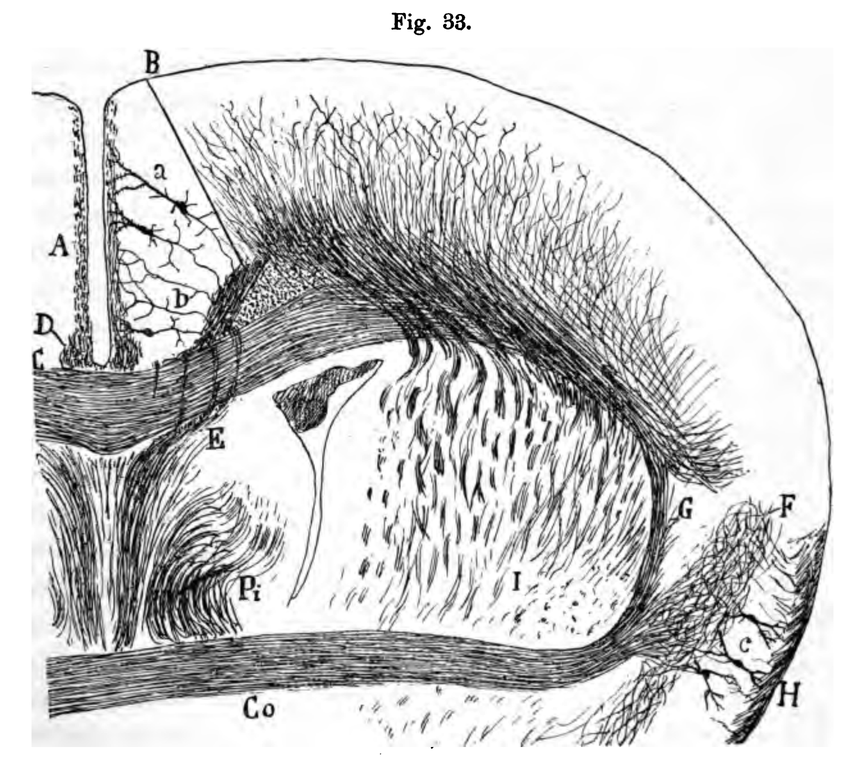
Horizontalschnitt des Encephalons der neugeborenen Maus. Vordere Commissur und Bulbi olfactorii.

A, vordere Portion der Commissur; *B*, hintere oder sphenoidale Portion; *C*, vordere Pfeiler des Trigonums; *D*, in die Projectionsbahn der Sphenoidalrinde einverleibtes Bündel; *a*, oberes Endbündel der Commissur; *b*, Haupt- oder äusseres Bündel; *c*, Geflecht von Commissurenfasern in der inneren plexiformen Schicht.

verliert. Auf ihrem langen Verlauf senden die Fasern des vorderen Stranges der Commissur ausserordentlich wenige verticale Collateralen aus; ihr Endziel ist unbekannt. Erst wenn sie an die Körnerschicht

gelangen, beginnen die Verzweigungen und Dichotomien. Da nun, um es zusammenzufassen, in Uebereinstimmung mit dem in früheren Capiteln Gesagten, die vordere oder bulbäre Portion der Commissur aus olfactiven Neuronen zweiter Ordnung, d. h. aus direkten, in den

Fig. 33.



Frontalschnitt durch das Gehirn der viertägigen Maus.

A, Cortex interhemisphaericus; *B,* Cingulum; *C,* Corpus callosum; *D,* Stria interna; *E,* Fornix longus; *F,* Plexus von Collateralen des Cortex interhemisphaericus; *G,* aufsteigende Verlängerung der vorderen Commissur; *H,* Fasern der äusseren Olfactoriuswurzel; *Co,* vordere Commissur, *Pi,* vorderer Pfeiler des Trigonums.

Büschelzellen der einen Seite entsprungenen Axencylindern besteht, welche sich an den Körnern der entgegengesetzten verzweigen, und da diese den contralateralen Impuls genannter Fasern auf die Mitral- und Büschelzellen verbreiten, so ergiebt sich daraus, dass jeder von dem Bulbus der einen Seite aufgenommene Riechreiz sich in zwei Ströme

spaltet: einen direkten, welcher durch die gleichseitige äussere Wurzel zieht und in die limbische Rinde seiner Seite sich ergiesst, und einen indirekten, welcher durch die vordere Commissur zieht, sich in den Mitralzellen und Büschelzellen der entgegengesetzten Seite verbreitet und auf diesem Umweg auf die Sphenoidalrinde dieser Seite sich überträgt. Auf diese Weise verwandelt sich der einseitige Reiz in einen beiderseitigen, und der von einer Gruppe von bipolaren Riechzellen aufgenommene Eindruck wird fast die ganze centrale Riechrinde in Mitleidenschaft ziehen.

Nach Ganser soll die vordere Portion der Commissur auch einige Bündel in die innere Kapsel senden, welche sich bis in den Lobulus pyriformis fortsetzen sollen. Kölliker hat dieses Bündel beim Kaninchen bestätigt, jedoch nicht bei der Maus. Auch ich konnte es bei diesem Thier, von dem die Fig. 32 und 33 entnommen sind, nicht feststellen.

Sphenoidaler Theil. — Dieser Strang der Commissur ist auch in Fig. 32, *B*, zu sehen, wo er sich in der Nähe der Mitte, dicht an der Bulbärportion, zwischen dieser und den quer geschnittenen Pfeilern des Trigonums befindet. Zur genaueren Feststellung dieser Bahn ist jedoch ein Vergleich der Quer- oder Frontalschnitte mit den horizontalen nöthig. Bei diesen beobachtet man, dass der Strang in der Nähe der Rinde des Lobulus pyriformis sich in eine Unzahl fächerförmig ausstrahlender Fasern auflöst, welche in die tiefen Schichten der grauen Substanz eindringen und dort einen dichten Plexus bilden. Ein langes Bündel, zwischen dem Corpus striatum und der sphenoidalen grauen Substanz gelegen und nach hinten gerichtet, versieht die hinteren Regionen des genannten Lobulus mit Commissuralfasern. In dem Frontalschnitt Fig. 33, *G*, zeigt sich uns eine neue Commissurenstrahlung. Man sieht hier nicht das dicke nach hinten gerichtete Bündel, sondern ein starkes bogenförmiges, aufsteigendes, welches Fasern für die obere Region der Riechrinde liefert und welches, oben angelangt und erheblich dünner geworden, die Axencylinder, welche ihm noch bleiben, den seitlichen horizontalen Bündeln des Corpus callosum einverleibt. Es ist daher sehr leicht möglich, dass die vordere Commissur Fasern nicht nur aus der Riechgegend des Lobulus frontalis, sondern auch aus der oberen oder seitlichen Gegend desselben aufnimmt; auf diese Weise bilden die

äussersten Enden des Corpus callosum und der Commissur in der weissen Rindensubstanz ein continuirliches Ganzes.

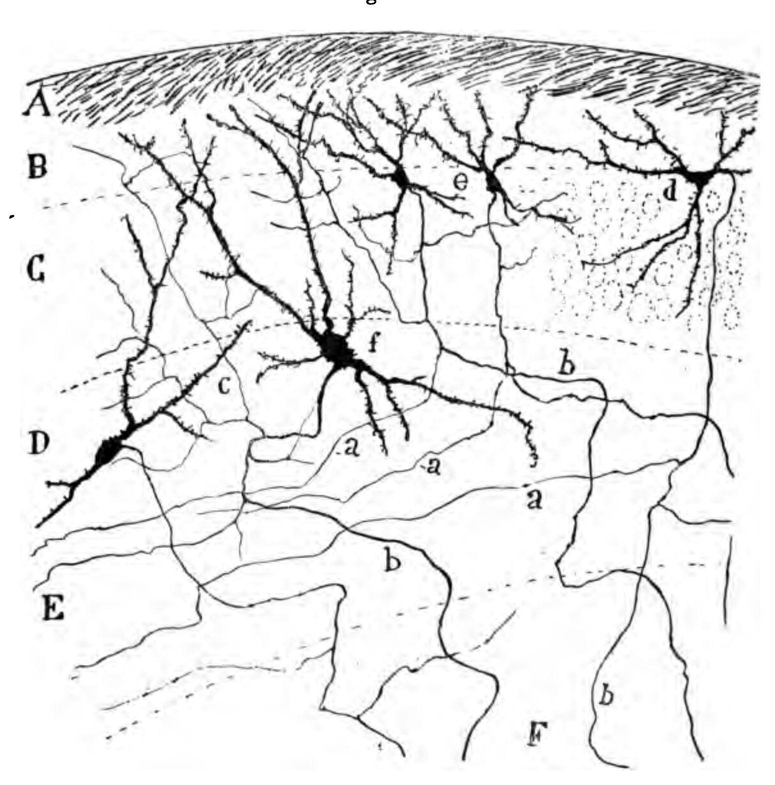
Ausser diesem aufsteigenden Strang beobachtet man in Fig. 33, *F* auch, dass das Gros der Fasern der Sphenoidalportion der Commissur strahlenförmig in die ihm gegenüberliegende Rinde eintritt und sich in der dritten, vierten und fünften Schicht vertheilt.

Wie beginnen und enden die fronto-sphenoidalen Fasern der vorderen Commissur? Das ist ein Thema, über welches kein Autor eine klare Meinung hat. Kölliker gesteht, die Art der Verbindungen, welche sich zwischen genannten Fasern und den Zellen des Lobulus pyriformis etablieren, nicht zu kennen, und ich selbst bin nach hartnäckigen Versuchen, das Problem bei kleinen Säugethieren (Maus und Ratte) zu lösen, kaum etwas weiter vorgedrungen als der Würzburger Histologe.

Wie aus Fig. 33, *c* ersichtlich, sind die hinteren Commissurenfasern centripetale und centrifugale, d. h. die einen beginnen und die anderen enden im Lobulus pyriformis jeder Seite. Die Terminalfasern erreichen nach Krümmungen die Schicht der weissen Substanz, und in derjenigen der polymorphen Zellen und der Pyramidenzellen (dritte Schicht) angelangt, welche bei der neugeborenen Maus schlecht entwickelt sind, verzweigen sie sich reichlich und erzeugen ein sehr dichtes Endgeflecht. Gerade dieses Geflecht, das wir etwas vereinfacht in Fig. 33, *F* darstellen, ist das grösste Hinderniss für die Bestimmung des Ursprungs der Axencylinder, weil fast immer, wenn diese sich gefärbt zeigen, jenes sich unvollständig imprägnirt; durch die Reichhaltigkeit und den verwickelten Verlauf der Geflechtsfasern ist die Auffindung des Ursprungs der Axencylinder unmöglich gemacht. Indess glaube ich in einzelnen Fällen gesehen zu haben, dass die Commissurenfasern nichts anderes als lange, untere, aus dem Axencylinder der Zellen des Lobulus pyriformis stammende Collateralen sind. In Fig. 34, *d*, *e*, *f*, sind verschiedene Zellen dargestellt, deren Axencylinder nach hinten zieht und in den Stabkranz eintritt, während eine Collaterale sich nach oben wendet bis in die Ebene des Eintritts der vorderen Commissur. Beim Studium der Sphenoidalrinde des Menschen und der Katze habe ich auch bemerkt, dass viele der in dieser Gegend entsprungenen Axencylinder in das Niveau der weissen Substanz eine oder zwei dünne Collateralen aus-

senden, welche sehr wohl in die vordere Commissur eintreten könnten; dieses Verhältnis ist sogar bei der Maus ganz gewöhnlich, wo man sie bei fast allen Zellen, einschliesslich der oberflächlichen polymorphen, beobachtet. Aus allen diesen Gründen neige ich zu der Annahme, dass die

Fig. 34.



Stück aus einem Frontalschnitt der frontalen Riechrinde (einige Tage alte Maus).

A, Riechfasern; *B*, plexiforme Schicht; *C*, grosse, polymorphe Zellen; *D*, Schicht der Pyramiden- und Spindelzellen; *E*, weisse Substanz.

Commissuralfasern der Sphenoidalrinde in ihrer Mehrzahl lange Collateralen der Zellen des Lobulus pyriformis darstellen, und speciell der Frontalgegend desselben. Damit wollen wir die Betheiligung von direkten Axencylindern mittelgrosser Zellen nicht ausschliessen; dieselbe beobachtet man im Lobulus olfactivus und in gewissen Gegenden des

Pedunculus bulbaris (siehe Fig. 11, *a*), und es wäre nichts Ausserordentliches, wenn sie auch in der Region des Lobulus pyriformis existirte. Uebrigens ist die Existenz von im Lobulus pyriformis verzweigten und wahrscheinlich mit der Commissur in Verbindung stehenden zuleitenden Fasern schon von Kölliker angegeben.

Neben den beschriebenen Verbindungen empfängt der hintere Ast der Commissur ein wichtiges Bündel aus der Projections- oder centrifugalen Bahn des Lobulus sphenoidalis, eine bei den Nagethieren ausserordentlich starke Bahn, welche die Autoren unter den Namen Stria cornea, Thaenia semicircularis etc. kennen.

Wie man in den Fig. 32, *D* und 35, *B* bemerkt, trennt sich von dieser starken Projectionsbahn im Moment, wo sie sich der äusseren Seite des Septum pellucidum nähert und hinter der vorderen Commissur verläuft, eine Gruppe von Fasern, genauer die dorsalen und oberen, und tritt in das Commissurensystem ein. Es ist sehr leicht möglich, dass diese Fasern zweierlei Art sind: centripetale und centrifugale, und dass durch ihre Vermittlung eine Verbindung zwischen den tiefen und hinteren Portionen der beiderseitigen Lobuli sphenoidales stattfindet. Das erwähnte Bündel, schon von Kölliker genau beschrieben, könnte man als hinteren Arm der Commissur bezeichnen. Sein Lageverhältniss zu den beiden anderen geht aus Fig. 32, *D* deutlich hervor. Von dem Ursprung der Thaenia und den Ansichten Köllikers über ihre Bedeutung werden wir später sprechen.

Beim Menschen erkennt man die vordere Commissur weniger deutlich als bei den Thieren. Doch ist anzunehmen — und die Untersuchungen von Meynert, Henle, Déjerine, Brissaud, Edinger und Anderen scheinen es zu beweisen —, dass der Bauplan im Wesentlichen mit dem der makrosmatischen Wirbelthiere übereinstimmt. Man sieht in ihr die beiden, vorderes und hinteres, Bündel ebenfalls; aber die Endverbindungen liessen sich mit Sicherheit nicht feststellen wegen der Schwierigkeit, dabei die directen anatomischen Methoden anzuwenden, und namentlich wegen der ausserordentlichen Entfernungen, welche die Verfolgung der Bahnen unmöglich machen. Es ist jedoch nach Querschnitten aus dem menschlichen Gehirn nicht zweifelhaft, dass die genannten Commissuren, wie die der Thiere, nicht allein Verbindungen

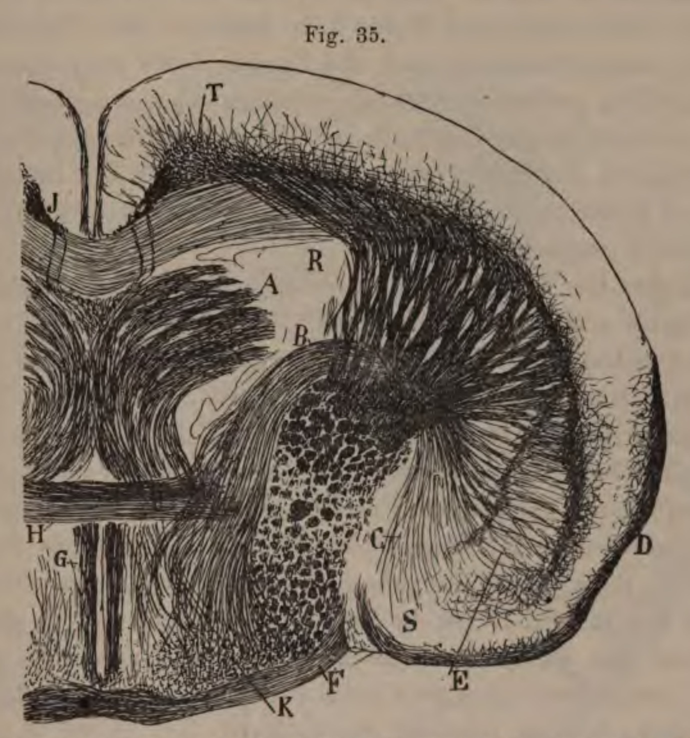
mit der Hippocampuswindung und den frontalen und bulbären Riechregionen, sondern auch mit den Sphenoidalwindungen unterhalten.

Die motorische oder Projectionsbahn der Sphenoidalrinde. — Bekanntlich ziehen von der ganzen Sphenoidalrinde Nervenfasern zum Stabkranz; dieselben concentriren sich zuerst um den Ventrikel, gehen nach vorn, erreichen den Nucleus lenticularis und treten in den Pedunculus cerebri. Die ganze wichtige Bahn bei den gyrencephalen Thieren zu verfolgen, ist sehr schwierig wegen ihres langen und krummlinigen Verlaufs; bei dem Meerschweinchen dagegen und besonders bei der Maus ist es sehr leicht, ihre ganze gewundene Bahn und ihren Eintritt in den Pedunculus zu beobachten.

In Fig. 35, *B* stelle ich einen Frontalschnitt aus dem Gehirn einer wenige Tage alten Maus dar, in dem der gesammte Verlauf der erwähnten Bahn zu Tage tritt. In Wirklichkeit ist es unmöglich, in einem einzigen dünnen Schnitt das ganze olfactive Projectionsbündel zu sehen; jedoch lässt sich dies leicht erreichen in einem sehr dicken, durchscheinenden Frontalschnitt, der etwas schräg von vorn nach hinten gehen muss. Man bemerkt, dass dieser Strang sowohl aus der äusseren und mittleren Sphenoidalrinde, d. h. aus der unter der Ausbreitung der äusseren Olfactoriuswurzel gelegenen, wie aus der inneren Gegend oder dem Nucleus amygdalinus hervorgeht. Von allen diesen Stellen ziehen die Fasern nach oben und vorn, kreuzen, zu dünnen Bündeln angeordnet, die grauen Kerne des Nucleus lenticularis des Corpus striatum, um endlich sich zu einem starken, compacten Strang zu vereinigen, welcher sich oberhalb der dicken Bündel der motorischen Bahn findet (Fig. 35, *B*). Von hier verläuft er nach innen, einen nach unten offenen Bogen beschreibend und unterhalb des Epithels des Ventrikels Platz nehmend; danach zieht er nach innen von den Bündeln des Pedunculus cerebri und nach aussen vom Septum pellucidum, welches an dieser Stelle vom Knie des Fornix eingenommen wird, kreuzt hierauf von hinten die sphenoidale Portion der Commissur, zu welcher er, wie schon erwähnt, ein Bündel feiner Fasern sendet, und gelangt endlich, sich fächerförmig ausbreitend, in die suprachiasmatische weisse Substanz, um sich von vorn nach hinten zu wenden und sich der grossen Peduncularformation anzuschliessen, innerhalb deren sie das innere und untere Feld

einnimmt. Einige seiner absteigenden, mehr nach innen gelegenen Bündel trennen sich von dem Hauptstrang und vermischen sich mit der absteigenden Bahn des Septums (Fig. 35), welche genau in dieselbe Stelle des

Fig. 35.



Frontalschnitt durch das Gehirn der viertägigen Maus. (Der Schnitt ist so dick, dass er drei gewöhnlichen Schnitten entspricht.)

A, Pfeiler des Trigonums; *B*, projective Riechbahn; *C*, Ursprung dieser Bahn in der Sphenoidalrinde; *D*, sphenoidale Riechrinde; *E*, Nucleus lenticularis des Corpus striatum; *F*, Tractus opticus; *G*, mittlere Strahlung des Septums; *H*, vordere Commissur; *J*, Cingulum; *K*, projective Riechbahn *R*, Nucleus caudatus des Corpus striatum; *T*, bogenförmiges oder oberes longitudinales Bündel des Gehirns.

Pedunculus cerebri einmündet, welche für den olfactiven Projectionsstrang bestimmt ist.

Auf diesem sehr langen Verlauf giebt die erwähnte olfactive Bahn keine Collateralen ab; wenn sie existiren, so gewiss nicht bei der achttägigen Maus. Dagegen habe ich im Nucleus lenticularis bifurcirte

Fasern gesehen, welche aus dem unteren Theil dieser Bahn kamen und in der Riechrinde sich zu verzweigen und zu enden schienen. Wegen ihres labyrinthischen Verlaufs, den sie in der tiefen Zone dieser Rinde einschlagen, liessen sich die Aeste nicht bis zur Endverzweigung verfolgen. Im End- oder absteigenden Theil, d. h. während ihres Verlaufs durch die Regio suprachiasmatica sind die Bündel dieses Projectionssystems getrennt durch zahlreiche spindel-, eiförmige oder dreieckige Nervenzellen, mit divergirenden Dendriten versehen und mit einem Axencylinder, der abwärts zu steigen und sich dem Pedunculus, in der Richtung von vorn nach hinten, einzuverleiben schien. Diese Zellen entsprechen vielleicht dem Basalganglion Gansers.

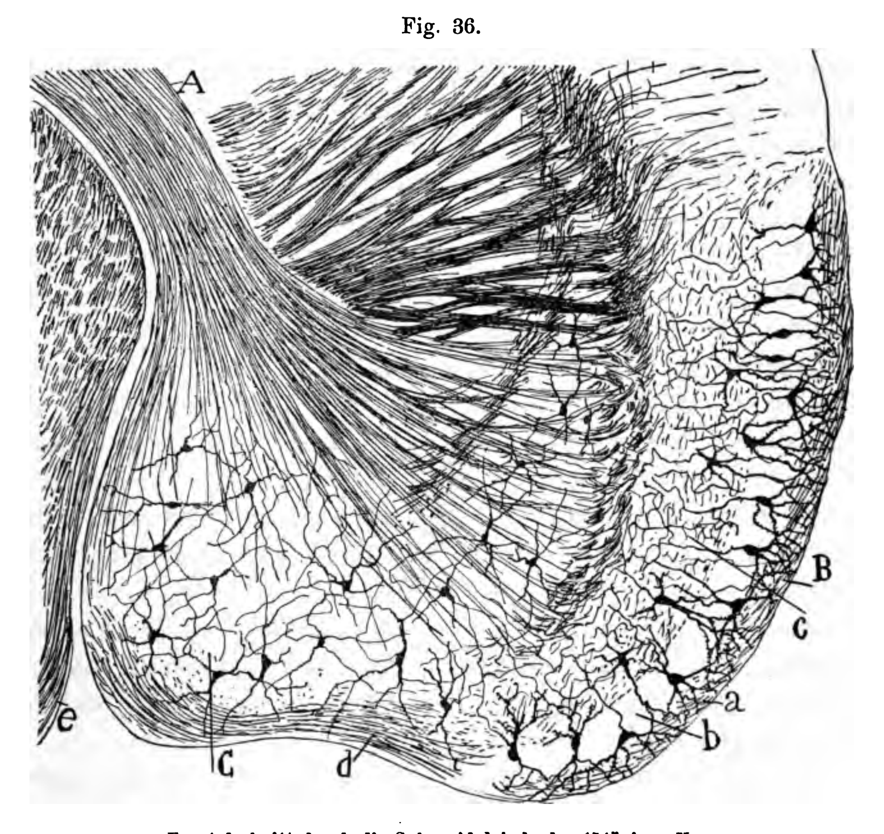
Die eben beschriebene Bahn ist nichts Anderes als die Stria cornea oder Thaenia semicircularis des menschlichen Gehirns, ein Strang von weisser Substanz, welcher oberflächlich zwischen dem Corpus striatum und dem Thalamus opticus auf dem Boden des Seitenventrikels verläuft. Über den Ursprung und die Endigung dieser Bahn herrscht grosse Ungewissheit infolge der Unmöglichkeit, mittelst der Weigertschen Methode bei grossen Säugethieren die thatsächlichen Verbindungen ihrer Fasern anzutreffen. Kölliker[31]), der hierauf viel Sorgfalt verwendet und diese Bahn beim Kaninchen an Weigertpräparaten studirt hat, neigt zu der Annahme, dass die Stria ihren Hauptursprung in der Rinde der Spitze des unteren Ventrikelhorns hat, im Nucleus amygdalinus und im Nucleus lenticularis des Corpus striatum, und seine Endigung vor dem Chiasma opticum in einem grauen Herd, den er mit dem Basalganglion Gansers identificirt.

Eine gleiche Untersuchung hat Honegger[32]) ausgeführt, welcher ebenfalls das Vorhandensein von Verbindungen zwischen genannter Bahn und der Vormauer, dem vorderen Pfeiler des Trigonums und dem Thalamus opticus vermuthete. Nach Déjerine[33]) repräsentirt die Thaenia eine Riechbahn dritter Ordnung, in welcher aus der Amygdala stammende und in der Riechrinde endende Fasern figuriren, und Bahnen, welche in dem Spatium perforatum anterius und dem Septum pellucidum entspringen und deren Endverzweigungen sich in der Amygdala finden.

In Fig. 36 ist der Verlauf der Fasern der erwähnten Bahn im Linsenkern und Nucleus amygdalinus der 15tägigen Maus dargestellt.

Man beobachtet, dass die grosse Mehrzahl der Fasern nicht subventriculär, wie Kölliker es zeichnet, sondern quer durch den Linsenkern verläuft, um sich nach aussen zu wenden und zu dem tiefen, sehr compli-

Fig. 36.



Frontalschnitt durch die Sphenoidalrinde der 15 tägigen Maus.

A, Projektionsbahn der Sphenoidalrinde; *B*, Riechrinde; *C*, Nucleus amygdalae; *a*, Schicht der Riechfasern; *b*, Schicht der grossen polymorphen Zellen; *c*, Plexus der tiefen Schichten; *d*, Tangentialbündel der Amygdala; *e*, Tractus opticus.

cirten Plexus der sphenoidalen Riechrinde zu gelangen; in letzteren treten nach vielen Windungen die Axencylinder der Zellen dieser Rindengegend. Der Nucleus amygdalinus empfängt positiv Fasern, jedoch war es bis jetzt unmöglich, den Verlauf derselben bis zu den Axencylindern der Zellen dieses Herdes zu verfolgen. Ich glaube, dass die Mehrzahl

der Zellen des Nucleus amygdalinus, wie die des Linsenkerns, solche mit kurzem Axencylinder sind, welcher sich in ausgedehnten freien Verzweigungen auflöst. Auch bei den grösseren Zellen dieser Kerne pflegt der Axencylinder in kurzer Entfernung sich zu spalten; der Verlauf der Aeste ist so lang und complicirt, dass es nicht möglich ist, ihre Fortsetzung in die Fasern der Projectionsbahn festzustellen. Es ist überdies wahrscheinlich, dass die für den Nucleus amygdalae bestimmten Fasern Endfasern, nicht Ursprungsfasern sind und sich in der Rinde desselben verzweigen, aus welcher eine bogenförmige Bahn (Fig. 36, *d*) hervorgeht; dieselbe begrenzt nach unten und innen den genannten Kern und begiebt sich, wie ich in weiter nach vorn gelegenen Schnitten der Sphenoidalrinde gesehen habe, in die grosse Bahn oder den inneren und unteren Theil des Pedunculus cerebri.

Zusammenfassend und ohne das Problem in allen seinen Punkten als gelöst zu betrachten, glaube ich behaupten zu können, dass die Stria semicircularis eine gemischte commissurale und Projectionsbahn der sphenoidalen Riechrinde darstellt. Die meisten ihrer Fasern dürften aus den Zellen dieser Rinde stammen, ein kleiner Theil derselben vielleicht in der Rindenportion des Nucleus amygdalae seinen Ursprung (oder sein Ende) nehmen.

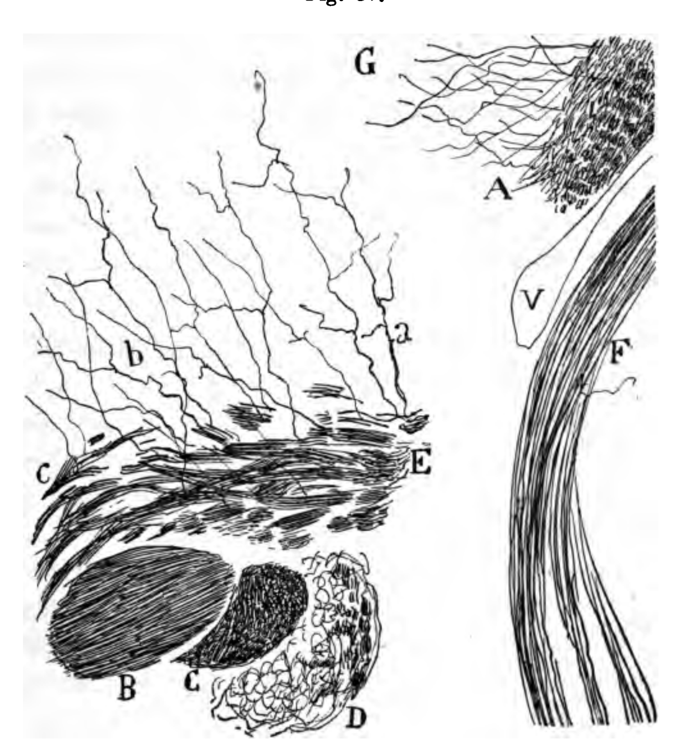
Was ihre Endigung anlangt, so tritt das Gros der Fasern in den Pedunculus cerebri, während einige Bündel durch die vordere Commissur in die sphenoidale Riechrinde der entgegengesetzten Seite sich begeben und hier enden.

Übrigens scheint mir, wie Kölliker behauptet, der Nucleus amygdalae ein Anhang des Corpus striatum und nicht ein Riechcentrum zu sein. In ihn treten nicht direkte Riechfasern ein, da diejenigen der äusseren Wurzel, wie aus Fig. 36, *B* ersichtlich, in der unteren Spitze der Sphenoidalrinde ihr Ziel haben. Ebensowenig ist es in Marchi-Präparaten möglich, den Eintritt von degenerirten Fasern (nach voraufgegangener Durchschneidung des Bulbus und Lobulus olfactorius) in diesen Kern zu beobachten.

Collateralen der Projectionsbahn der Sphenoidalrinde (Thänia semicircularis). — Die genaue Untersuchung der Horizontalschnitte des Septums der Maus und des Kaninchens ergiebt das Vorhandensein

einer besonderen Bahn, die meines Wissens bisher von den Autoren nicht erwähnt worden ist. Wie aus Fig. 37, *E*, ersichtlich, theilt sich die Thänia oder sphenoidale Projectionsbahn im Niveau der vorderen Commissur in zwei Stränge: ein hinterer dicker, der hinter dieser trans-

Fig. 37.



Sehr seitlicher Sagittalschnitt durch das Septum der sechstägigen Maus.

A, unterer Rand der Fimbria; *B*, Bulbärtheil der vorderen Commissur; *C*, Sphenoidaltheil der Commissur; *D*, Schnitt durch die Stria cornea; *E*, Bündel der Stria cornea, welches Collateralen zum Septum giebt; *F*, Stria thalami.

versalen Bahn verläuft, Fig. 37, *D*, und ein vorderer zarter, der zuerst oberhalb und bald darauf vor genannter Commissur zieht und nachher abwärts steigt, um sich, wie der Hauptstrang in die grosse olfactive Riechbahn zu begeben, welche in der unteren inneren Portion des Pedunculus cerebri gelegen ist.

Aus dem vorderen oder präcommissuralen Strang treten bei der Kreuzung der seitlichen und unteren Fläche des Septums eine Menge von Collateralen, die in fast rechtem Winkel entspringen, nach oben und vorn ziehen und sich in dem grauen Herd des Septums verzweigen (Fig. 37, *b*, *a*). Der aufsteigende Ast gleicht wegen seiner Stärke oft einem Bifurcationsast oder sogar einem Endschaft. Obgleich einige Fasern in das Septum einzudringen und völlig darin aufzugehen scheinen, so glaube ich doch, dass die grösste Mehrzahl der Fasern der Thänia, welche für diesen Herd bestimmt sind, Collateraläste sind; der Hauptschaft setzt seinen Lauf nach unten fort und verlässt schliesslich die graue Substanz des Septums. So scheint es wenigstens in den Sagittalschnitten der Fall zu sein (Fig. 37), wo sich auch der Ursprung, Verlauf und die Endverzweigung der obengenannten Collateralen besser feststellen lassen.

Dorsoventrale Associationsbahn der Sphenoidalrinde. -- Wenn man Horizontalschnitte durch das Gehirn der Maus, welche durch die Sphenoidalgegend gehen, untersucht, beobachtet man, dass, ausser der in der Nachbarschaft des Corpus striatum und des Seitenventrikels concentrirten weissen Substanz, noch in der grauen Rinde selbst eine Menge dicker Fasern mit dorsoventralem Verlauf existirt, welche in allen grauen Schichten dieser Rinde figuriren ausser der molecularen und derjenigen der oberflächlichen polymorphen Zellen. Diese Bahnen sind so lang, dass sie in der Mehrzahl von der Dorsalspitze des Lobulus sphenoidalis bis zu seinem vorderen Ende und der frontalen Riechgegend reichen; andere, weniger lange enden in dazwischen gelegenen Gebieten. Einige von ihnen ändern unterwegs oft die Richtung und nähern sich der weissen Substanz oder auch der Molecularschicht, ohne jedoch, wie es scheint, die Riechrinde zu verlassen, in der sie sich verzweigen und enden.

Die erwähnten Fasern schienen uns in ihrer Mehrheit Bifurcationsäste von Projectionsaxencylindern der Zellen der Schicht der oberflächlichen und darunter liegenden polymorphen Elemente zu sein. Einige jedoch scheinen wegen ihrer beträchtlichen Dicke directe Axencylinder autochthoner Zellen zu sein.

Uebrigens ist die Existenz von Associationsfasern innerhalb der grauen Substanz, welche durch Bifurcation (bald innerhalb dieser Substanz, bald in der weissen) von Projectionsaxencylindern entstanden sind, keine besondere Eigenthümlichkeit der Riechrinde; ich habe sie als allgemeines Structurmerkmal auch in den übrigen Rindengegenden des Gehirns der Maus, des Kaninchens und des Meerschweinchens gefunden. Ferner glaube ich nach dem Ergebniss meiner letzten Untersuchungen, welche ich gelegentlich veröffentlichen werde, dass die Mehrzahl der Projectionsfasern auf lange Strecken Associationsfasern aussenden und dass ein gut Theil der von den Autoren beim menschlichen Gehirn beschriebenen Associationssysteme nicht directe, oder ausschliesslich zwischen zwei Nervenprovinzen des Gehirns errichtete Bahnen sind, sondern Bündel von Collateralen oder Bifurcationsästen, welche aus den Projectionsfasern entspringen, deren Hauptast, dem Corpus striatum einverleibt, eine motorische Bahn bildet.

Capitel V.

OBERE (ODER SPHENO-OCCIPITALE) RIECHRINDE.

Untersucht man bei Maus, Meerschweinchen, Kaninchen und Katze einen transversalen Schnitt des Lobulus pyriformis, welcher durch den oberen Theil des letzteren nicht weit vom Lobulus occipitalis geht, so bemerkt man, dass die graue Rinde in Nissl-Präparaten besondere, von denen der unteren Sphenoidalrinde sehr verschiedene Merkmale zeigt. Diese besondere Region des Lobulus pyriformis bezeichne ich als obere Riechrinde oder spheno-occipitale Riechgegend.

Fig. 38.

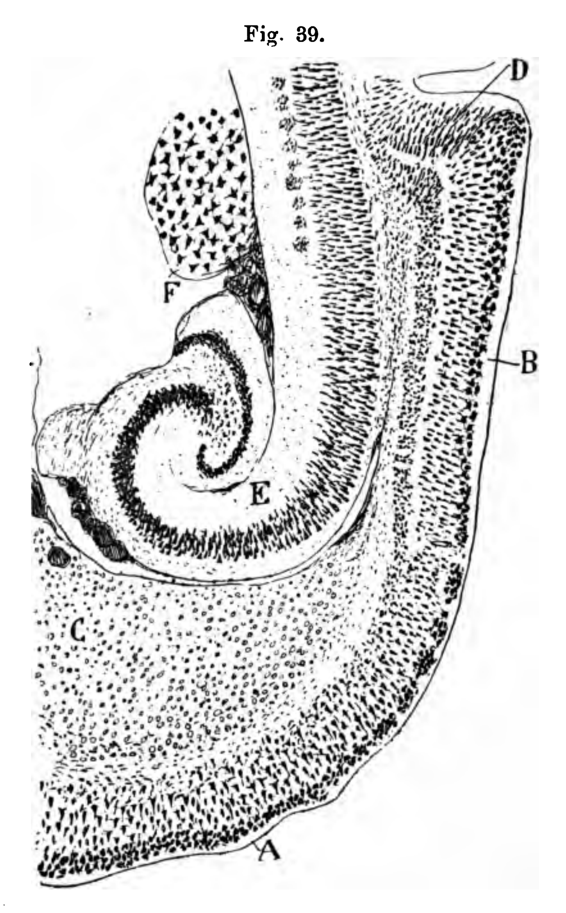
Hinterer Rand der Gehirnhemisphären der Katze und des Kaninchens.

A, Spheno-occipitales Ganglion; *B*, sphenoidales Riechcentrum; *b*, Ganglion der Occipitalspitze.

Die Sagittalschnitte zeigen deutlich die obere und untere Grenze dieser Region. In Fig. 39, *B* stellen wir aus dem Gehirn der Katze und bei schwacher Vergrösserung einen dieser für die Beurtheilung der wirklichen Lage des Nucleus occipito-temporalis sehr geeigneten Schnitte dar. Er beginnt, wie man sieht, in der Höhe der sphenoidalen Riechrinde, gegenüber dem oberen Rand des Nucleus lenticularis und endet weiter oben am unteren Rande einer kurzen Querwindung, welche bei diesem Thiere den caudalen Rand des Lobulus occipitalis kreuzt. Die untere Grenze des Gang-

lions befindet sich an der weissen Substanz des Subiculums, welche sich in der erwähnten Figur längsgeschnitten zeigt. Beim Kaninchen und der Maus ist der obere Rand makroskopisch nicht so deutlich wie bei

Fig. 39.

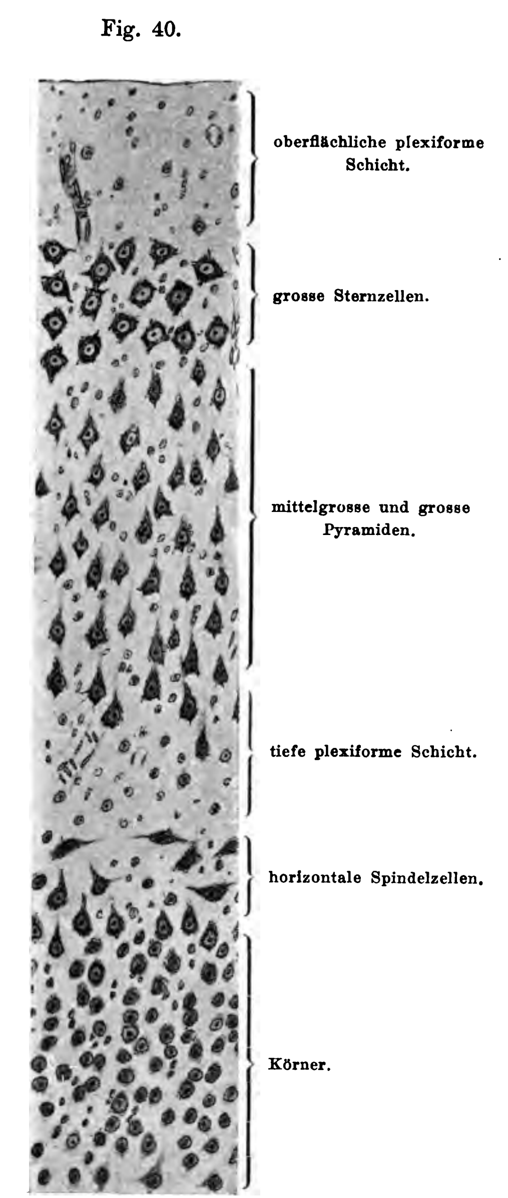


Centraler Sagittalschnitt durch den Lobulus pyriformis der Katze von $1^1/_2$ Monaten. Nissls Methode.

A, untere sphenoidale Rinde; *B*, Nucleus spheno-occipitalis; *D*, oberes Ende dieses Kerns im Niveau der Querwindung; *C*, Linsenkern; *E*, Ammonshorn.

der Katze, weil die genannte Querwindung fehlt; sie lässt sich jedoch, wie aus Fig. 38 ersichtlich, in dem Winkel oder der scharfen Spitze feststellen, mit welcher oben der Lobulus pyriformis endet.

Fig. 40.



Querschnitt durch die spheno-occipitale Rinde des ausgewachsenen Kaninchens. Nissl-Methode.

Die innere und die äussere seitliche Grenze zeigt sich sehr deutlich in Querschnitten und wird von dem Präsubiculum bezw. der oberen Verlängerung der Fissura rhinalis gebildet.

Nach Nissl gefärbt bieten diese Schnitte folgende Schichten: 1. die plexiforme, 2. die grossen Sternzellen, 3. die mittelgrossen und grossen Pyramiden, 4. die tiefe plexiforme Schicht, 5. die horizontalen Zellen, 6. die Körner oder kleinen Pyramiden, 7. die polymorphen Zellen, 8. die weisse Substanz. Von diesen ist die dritte die dickste, sie bildet allein mehr als ein Drittel der ganzen Rinde; die zarteste diejenige der horizontalen Zellen, welche an vielen Punkten von einer oder zwei unzusammenhängenden Serien von Zellen gebildet wird.

Diese Schichtenbildung ist die gleiche bei Maus, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Hund und Katze.

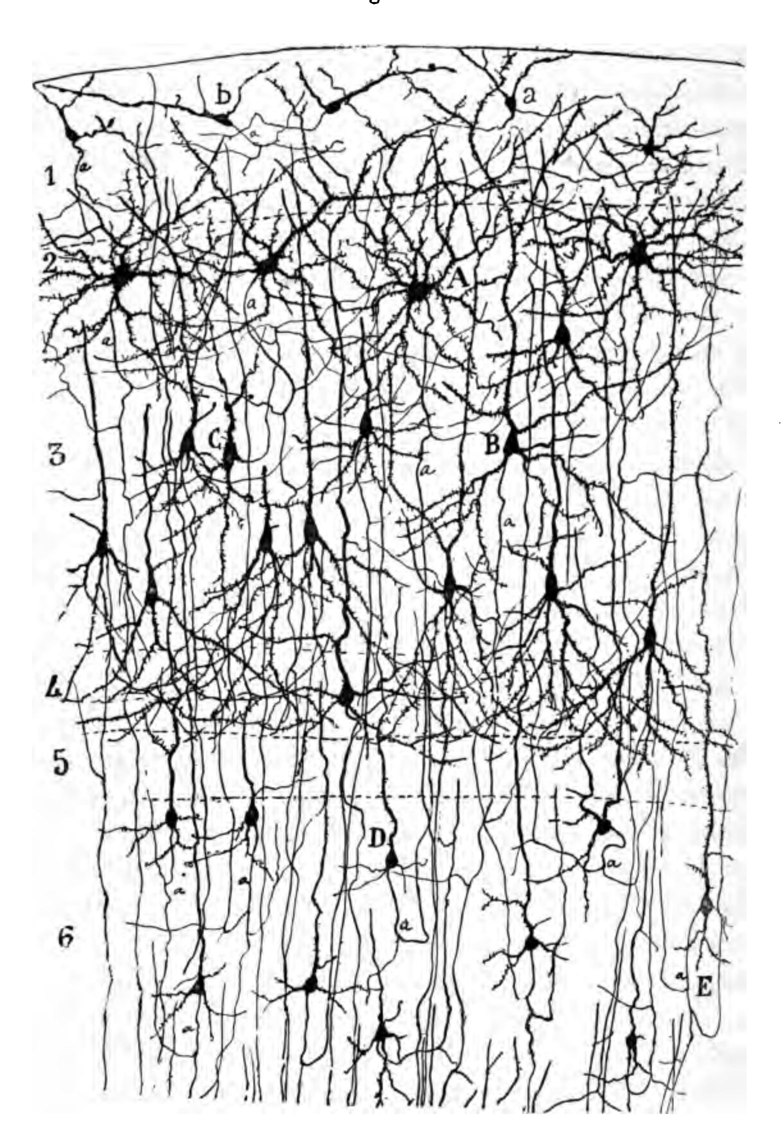
1. Plexiforme Schicht. — In ihr wiederholt sich die classische Construction, welche diese Schicht in der gesammten Rinde besitzt, nämlich: a) spindel-, kugel- oder sternför-

mige Zellen mit kurzem Axencylinder, von denen in Fig. 41b einige dargestellt sind; b) horizontale Zellen (Fig. 41 und 42), die etwas seltener zu sein scheinen als jene; c) Protoplasmabüschel, die aus den darunterliegenden Pyramiden hervorgehen, und aufsteigende Dendriten der benachbarten Sternzellen; d) aufsteigende Martinottische Fasern; e) rückläufige Nervencollateralen von Zellen, die in tiefen Schichten liegen.

Unter all diesen Bestandtheilen ist es einer, der durch sein Ueberwiegen der plexiformen Schicht ihren Charakter verleiht und die grosse Stärke derselben an dieser Rindenstelle erklärt: nämlich aufsteigende Fasern und Collateralen, welche in sehr grosser Zahl die plexiforme Schicht erreichen und sich in allen Niveaus derselben, jedoch besonders in dem tiefen, den Sternzellen benachbarten, parallel wenden und einen sehr dichten und weit verbreiteten Plexus bilden. Zwischen den Fasern des letzteren heben sich durch ihre Dicke gewisse aufsteigende Axencylinder ab, welche, nachdem sie sich tangential gewendet, vorzugsweise von unten nach oben ziehen und längs verschiedener Ebenen der ersten Schicht den Kern in seiner fast ganzen Ausdehnung durchlaufen; sie lösen sich in zahlreiche Collateralen auf, die nicht nur in dieser Schicht selbst, sondern auch ganz besonders in derjenigen der grossen Sternzellen verzweigt sind. Keine dieser dicken Fasern überschreitet nach oben die Grenze des Spheno-occipitalkerns, um in die obere innere Occipital-Rinde zu ziehen. Ebensowenig sah ich sie nach unten aus diesem Ganglion heraustreten. Verfolgt man sie bis zu ihrem Ursprung, so zeigt sich, dass sie nach einem variablen aufsteigenden Verlauf sich in die mittleren oder tieferen grauen Schichten versenken; dann hört die Imprägnirung plötzlich auf, wie wenn das Chromsilber vor der Ursprungszelle Halt gemacht hätte. Ein derartiges Abwärtssteigen des Hauptschafts findet sich vorzugsweise im unteren Viertel des Kerns. Ferner kommt es, wie wir bald sehen werden, sehr häufig vor, dass Axencylinder aus Zellen mit aufsteigendem Nervenfortsatz sich in die erste Schicht begeben und in dicke, mittlere oder dünne Tangentialfasern fortsetzen. Alles weist darauf hin, dass die genannten dicken Tangentialfasern den peripheren Theil endogener Bahnen darstellen; jedoch ist dieser Punkt noch nicht genügend aufgeklärt.

2. Schicht der grossen Sternzellen. — In Nissl-Präparaten erscheinen diese Zellen von gleichmässigem Umfang (24 bis 30 μ),

Fig. 41.



Horizontalschnitt des Sphenooccipitalganglions der achttägigen Maus.

1, plexiforme Schicht; 2, grosse Sternzellen; 3, mittelgrosse Pyramiden; 4, plexiforme Schicht; 5, Horizontalzellen; 6, Körner; *A*, Sternzelle; *B*, Pyramide; *C*, spindelförmige Zelle mit aufsteigendem kurzem Axencylinder; *D*, *E*, Körner.

polygonal oder sternförmig, mit einem an Chromatinkörnern reichen Protoplasma versehen und mit einem grossen Kern. Gewöhnlich ordnen sie sich zu zwei oder drei unregelmässigen Reihen von Zellen an, die durch ein interstitielles Geflecht von einander getrennt sind. An einigen Stellen neigen sie zur Bildung von ungenau begrenzten Plejaden.

Die Golgi-Präparate bestätigen die angegebene Morphologie und lassen noch Einiges über das Verhalten der Fortsätze an den Tag treten. Die Dendriten sind, wie aus Fig. 41, *A* ersichtlich, zahlreich, gewunden und stachlig, gehen aus allen beliebigen Stellen des Zellkörpers hervor und ziehen nach verschiedenen Richtungen, sich allmählich theilend.

Einige derselben, die aufsteigenden, mehr weniger zahlreich, verzweigen sich in der ersten Schicht; jedoch gehen sie nicht aus einem Radiärschaft hervor, noch sind sie dicker und länger als die absteigenden und seitlichen, eine Eigenthümlichkeit, welche diese Zellen auf den ersten Blick sowohl von den Gehirnpyramiden wie von den Zellen der zweiten Schicht des Subiculums, des Präsubiculums und der sphenoidalen Riechrinde unterscheidet.

Der Axencylinder ist dick und zieht abwärts; er entspringt bald aus dem Körper, bald aus einer unteren Dendrite, durchquert die darunter liegenden grauen Schichten und setzt sich in eine Faser der weissen Substanz fort. Während ihres Anfangsverlaufs sowie auf dem Wege durch die breite dritte Schicht sendet er vier, fünf oder mehr Collateralen, theils horizontale, theils schräge und rückläufige aus, von denen einige, nach Art der Initialcollateralen der Riesensternzellen der menschlichen Sehrinde, so stark oder stärker sind als die absteigende Fortsetzung des Schafts. Die rückläufigen Collateralen vertheilen sich sowohl in der zweiten wie in der ersten Schicht, deren Nervenplexus sie compliziren, die unteren Collateralen fast ausschliesslich in den verschiedenen Ebenen der dritten Schicht (Fig. 43, *B*, 41, *A*).

Neben den genannten Zellen enthält die zweite Schicht die eine und andere Pyramidenzelle, sowie Zellen mit kurzem Axencylinder und gewisse dreieckige Zellen mit aufsteigendem sehr schrägem Schaft und anscheinend horizontal verlaufendem Axencylinder. In Fig. 43, e stelle

ich eine dieser letzten Zellen dar, deren morphologische Eigenthümlichkeiten ich nicht vollständig analysiren konnte.

Zwischen den Zellen der zweiten Schicht befindet sich ein äusserst complicirter Nervenplexus, an dessen Bildung, neben autochthonen Zellen mit kurzem Axencylinder, Collateral- und Endzweige von Tangentialfasern der ersten Schicht theilnehmen, sowie feine Verzweigungen von in der dritten Schicht liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder (Fig. 42, b).

3. Schicht der mittelgrossen Pyramiden. — Die mit Anilinbasen gefärbten Schnitte zeigen, dass diese breite Schicht verschiedene Etagen von mittelgrossen Pyramiden, ähnlich denen der gewöhnlichen Hirnrinde, enthält (Fig. 40); die in der Nähe der zweiten Schicht gelegenen Zellen pflegen kleiner zu sein als die in der Nähe der vierten befindlichen; doch ist dieser Grössenunterschied oft wenig ausgeprägt. Wenn diese Zellen auch Pyramidenform haben, so fehlen doch auch spindel- und kugelförmige und dreieckige Elemente nicht. In jedem Falle entspringen aus dem Körper immer ein oder zwei Radiärschäfte, die für die erste Schicht bestimmt sind, einige in ziemlicher Entfernung verzweige Seitenfortsätze und verschiedene Basilardendriten, mehr oder weniger absteigend, jedoch ohne die typische Quaste oder das Büschel der sphenoidalen Riechpyramiden zu bilden. Die absteigenden Dendriten, aus den untersten Pyramidenreihen hervorgehend, concentriren sich in der vierten oder plexiformen und bilden ein sehr dichtes Flechtwerk, über welches wenige Fortsätze hinausreichen.

Es befinden sich ausserdem in der dritten Schicht folgende Zellen:

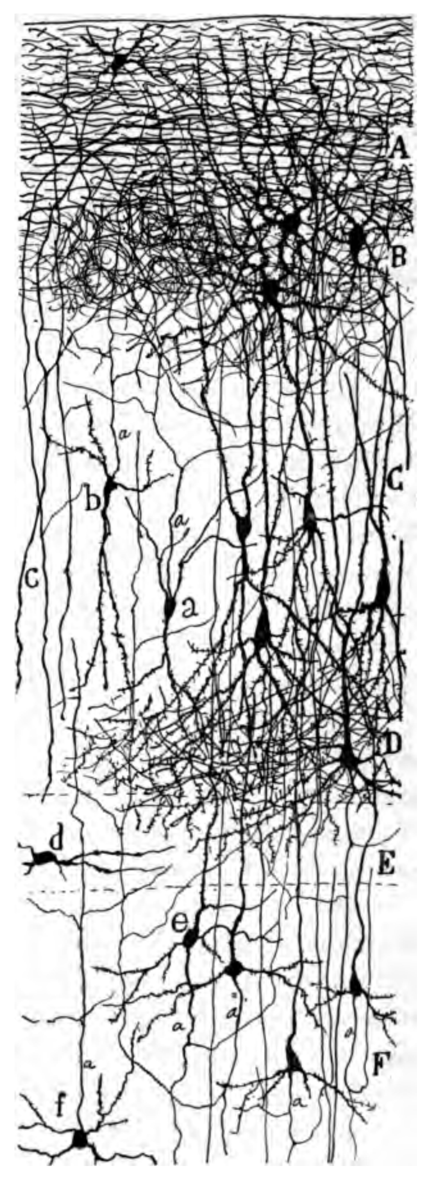
a) Spindelförmige oder dreieckige Zellen, klein und mit einem aufsteigendem Axencylinder versehen, der in der genannten sowie in der zweiten und ersten Schicht (Fig. 42, a, b) verzweigt ist.

b) Grosse, zottige Spindelzelle, analog der in der menschlichen Sehrinde (vierte Schicht) vorhandenen, mit einem äusseren und inneren Schaft und einem aufsteigenden Axencylinder versehen; letzterer ist in lange horizontale Fasern getheilt, die zum grossen Theil über die zweite Schicht verzweigt sind.

c) Sternzellen mit kurzem und in geringer Entfernung verzweigtem Axencylinder (klassischer Typus von Golgi).

Die dritte Schicht zeigt, ebenso wie die zweite und vierte, in gut gefärbten Golgipräparaten einen Nervenplexus von ausserordentlichem Reichthum und mit der Eigenthümlichkeit, dass er nach dem Drittel der grauen Rinde zu, d. h. an der Grenze der fünften Schicht, plötzlich abgeschnitten erscheint. Der ungewöhnliche Reichthum dieses Plexus, eines der feinsten und intricatesten, die man in den Nervencentren sehen kann, seine genaue Begrenzung auf die vierte Schicht und sein plötzliches Aufhören an der oberen, unteren, inneren und äusseren Grenze des hier in Rede stehenden Focus, bilden eins der Charakteristica des letzteren und ein unfehlbares Mittel, ihn nicht mit den benachbarten Rindengegenden zu verwechseln, welche sämmtlich entweder keinen gefärbten Plexus aufweisen (wie es fast constant im Gehirn der vier- bis sechstägigen Maus der Fall) oder einen weniger reichhaltigen, anders gelegenen und anders aussehenden haben. Die in den Figg. 45 und 46 abgebildeten Schnitte geben eine, wenn auch nicht vollständige Vorstellung von der

Fig. 42.



Transversalschnitt des Sphenooccipitalganglions des Kaninchens von sechs Tagen.
A, plexiforme Schicht; *B*, Schicht der Sternzellen; *C*, mittelgrosse Pyramiden; *D*, plexiforme Schicht; *E*, Schicht der horizontalen Spindelzellen; *F*, Körner.

Beschaffenheit und der Lage dieses einzigartigen Plexus. — Er setzt sich aus folgenden Bestandtheilen zusammen:

a) Zahlreiche Nervencollateralen aus Axencylindern der schon beschriebenen Sternzellen (zweite Schicht), sowie der mittelgrossen Pyramiden (dritte Schicht).

b) Nervenendverzweigungen, aus den Zellen mit kurzem Axencylinder der dritten Schicht und aus Martinottischen Zellen hervorgehend.

c) Eine beträchtliche Menge von bogenförmigen rückläufigen Collateralen der Körner (siehe später).

d) Freie Verzweigungen von Nervenendfasern oder Collateralen aus der weissen Substanz.

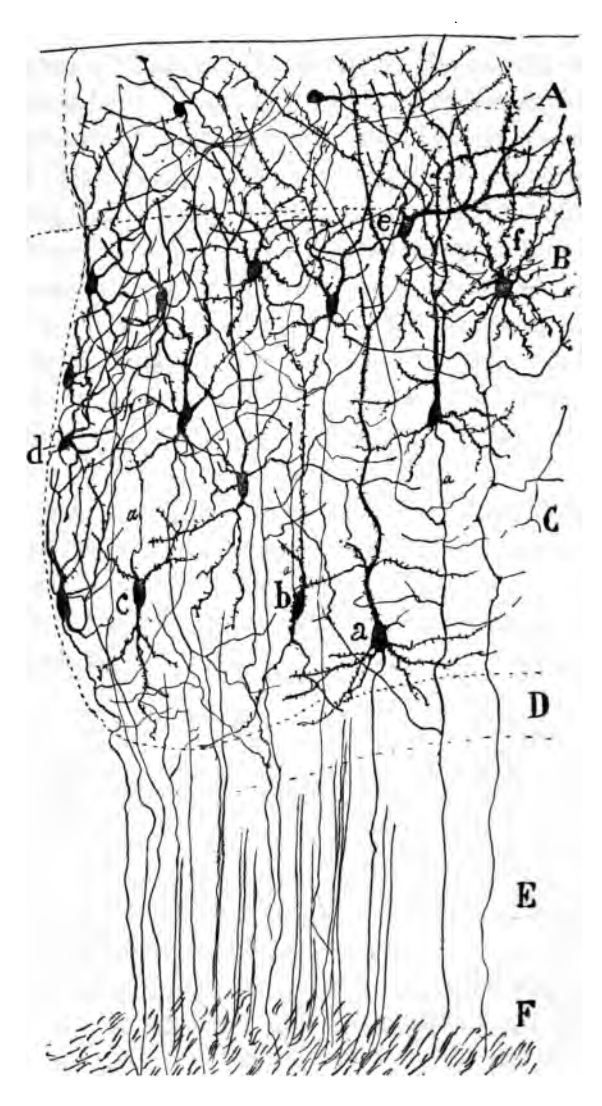
Dritte und vierte Schicht in dem oberen Theil des Ganglions. — Die Form, Dimension und Menge der Zellen dieser Schichten variiren in dem grösseren Theile des Sphenooccipitalganglions wenig; an einer dem oberen Ende desselben entsprechenden Stelle aber existiren bemerkenswerthe Abweichungen. Zunächst besitzt diese Gegend eine grössere Zahl von Neuronen als die übrigen, nicht nur zufolge der grösseren Dicke der dritten und vierten Schicht, sondern zufolge der Verminderung des Volumens und einer eigenthümlichen Zusammendrängung derselben.

Man beobachtet überdies, dass die Pyramidenzellen hier häufig Ei-, Dreieck- oder Spindelform annehmen, dass der Radiärschaft derselben gewunden und in secundäre Aeste zerlegt erscheint; dass endlich das Volumen der Sternzellen (zweite Schicht) verkleinert und der Durchmesser ihrer Dendriten geringer geworden ist (Fig. 43).

Die an der Grenze des genannten Gebiets gelegenen Zellen sind die am meisten reducirten und veränderten; sie werden fast ganz sternförmig, haben nicht die Andeutung von einem Radiärschaft und ihre dünnen, gewundenen und varikösen Dendriten, grossentheils vertical gerichtet, bilden ein so verworrenes Geflecht, dass der absteigende Axencylinder nur schwer zu erkennen und zu verfolgen ist (Fig. 43, d).

4. **Plexiforme Schicht.** — In Nissl-Präparaten tritt unterhalb der dritten Schicht ein blasses, fast gänzlich von Nervenzellen freies plexiformes Band zu Tage, das sich über die ganze Rinde des Spheno-occipitalganglions erstreckt (Fig. 40 und 47). Ausnahmsweise trifft man in dem-

Fig. 43.



Seitlicher Sagittalschnitt des Gehirns der achttägigen Maus.

A, plexiforme Schicht; *B*, Sternzellen; *C*, Schicht der Pyramiden; *D*, Schicht der Horizontalzellen; *E*, Schicht der Körner; *a*, mittelgrosse Pyramide; *b*, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder; *c*, *d*, Zellen des oberen Randes des Ganglions.

selben eine dislocirte Pyramide der voraufgehenden Schicht und eine kleine eiförmige oder polygonale Nervenzelle.

Das Chromsilber lässt erkennen, dass diese Schicht der Hauptvereinigungspunkt der absteigenden oder basilaren Dendriten der unteren Pyramiden der dritten Schicht ist, Dendriten, welche, nach verschiedenen Richtungen ziehend, einen äusserst dichten Protoplasmaplexus (Fig. 42, D) erzeugen. Ausserdem nimmt diese Schicht Theil an der Bildung des sehr intricaten, oben beschriebenen Nervenplexus.

5. **Horizontale Spindelzellen.** — Die Nissl-Präparate zeigen unmittelbar unter der vorstehenden plexiformen Schicht einen zarten Saum, dessen ziemlich grosse, spärliche und getrennt liegende Zellen Ei- oder Spindelform haben und mit vorwiegend horizontal gerichteten Dendriten versehen sind (Fig. 40). Dann und wann erscheint auch, wie in Fig. 40 ersichtlich, eine grosse Pyramide, ähnlich den in der dritten Schicht befindlichen.

Die Zellen dieser Schicht zeichnen sich durch ihr ausserordentlich refractäres Verhalten gegenüber dem Chromsilber aus. In allen Präparaten, die ich besitze, traten nicht die Zellen, sondern ihre Löcher zu einer oder zwei unregelmässigen Reihen angeordnet zu Tage; sie werden durch Bündel von aus den darüber gelegenen Schichten herabgestiegenen Axencylindern getrennt.

Nur drei Zellen dieser Art habe ich in einigen Hunderten von Schnitten gefärbt gesehen. Alle drei hatten: einen dicken und kugelförmigen Körper mit einem oder zwei starken seitlichen, horizontal gestellten, verzweigten Fortsätzen, und mit einem kräftigen Axencylinder, der gewunden und in parallelem Sinne unterhalb der vierten Schicht verläuft und sich endlich in Nervenverzweigungen auflöst, die für die benachbarten Schichten, vorzugsweise die darübergelegene bestimmt sind. Ausserdem ist diese Schicht sehr arm an Nervenverzweigungen; fast alle Fasern, welche sie durchziehen, treten in die höheren Schichten über (Fig. 44, a).

6. **Schicht der Körner oder der kleinen Pyramiden mit bogenförmigem Axencylinder.** — Die Masse kleiner und sehr dicht stehender Kerne, welche diese Schicht in Nissl-Präparaten (Fig. 40) zeigt, erscheint in Golgi-Präparaten in eine Unmenge kleiner Pyramiden auf-

gelöst, welche den von mir bei der sechsten und achten Schicht der menschlichen Sehrinde[34]) oder in der fünften (Körner-)Schicht der Bewegungsrinde beschriebenen ganz ähnlich sind.

Wie man aus Fig. 41 D, u. 42, F ersieht, besitzen diese Zellen einen dünnen, langen, in der ersten Schicht endenden Radiärschaft, verschiedene zarte Basilardendriten und einen dünnen Axencylinder, der erst eine Strecke lang abwärtssteigend; einen Bogen mit nach aussen gerichteter Concavität beschreibt und sich darauf zurückwendet, um in den höheren Schichten sich zu verzweigen und zu enden. Aus der Convexität des Anfangsstücks des Bogens entspringen ein oder mehrere in den unteren Ebenen der sechsten Schicht verzweigte Aeste. Manchmal schien es uns, dass einer dieser absteigenden Aeste sich bis in die weisse Substanz fortsetzt und somit, in Anbetracht seiner Richtung, die Fortsetzung des Axencylinders und, hinsichtlich seiner Dicke, eine lange Collaterale darstellt (Fig. 42, e). Auch bemerkt man, wie in der menschlichen Sehrinde, nicht selten, dass der Axencylinder nicht nur einen, sondern zwei oder drei Bögen erzeugt durch seine Auflösung in ebensoviele rückläufige Aeste (Fig. 41, E).

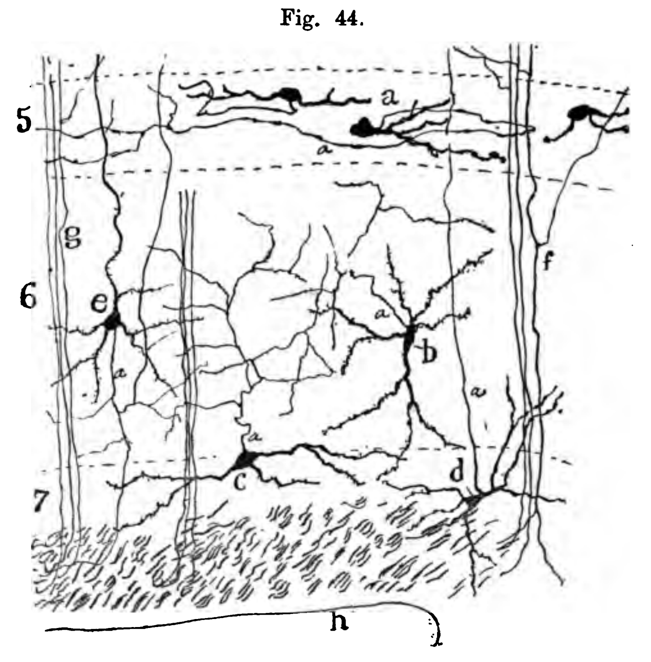
Die Schicht der Körner bietet auch einige Pyramidenzellen mit langem Axencylinder und namentlich gewisse ei- oder spindelförmige Zellen mit kurzem Axencylinder, wovon ich in Fig. 44, e ein Exemplar darstelle.

Eine Eigenthümlichkeit der Körnerschicht ist die geringe Entwicklung des interstitiellen Nervenplexus, welche beträchtlich mit dem ausserordentlichem Reichthum des in der ersten, zweiten, dritten und vierten gelegenen contrastirt. Fast alle Fasern, welche diese Schicht durchlaufen, sind Durchgangsfasern.

7. **Schicht der polymorphen und Spindelzellen.** — Wenig zahlreich und keine deutlich abgegrenzte, continuirliche Schicht bildend, zeigen sich unterhalb der Körner zwischen den radiären Bündeln von Axencylindern und selbst in der weissen Substanz einige polygonale, spindelförmige oder dreieckige grosse Zellen, deren Mehrzahl, wie in Fig. 44, c, d, zu sehen, der Kategorie der Zellen mit aufsteigendem, in den vorhergehenden Schichten verzweigten Axencylinder angehören.

Weisse Substanz. — a) Centrifugale Fasern. — Später werden wir die fortleitenden oder centrifugalen Bahnen dieses Centrums studiren, die wir jetzt nur aufzählen wollen. Es sind dies: 1. der gekreuzte spheno-ammonische Strang oder das Psalterium dorsale; 2. die obere perforirende spheno-ammonische Bahn des Ammonshorns; 3. das spheno-alveäre Bündel und 4. die untere perforirende spheno-ammonische Bahn.

Fig. 44.



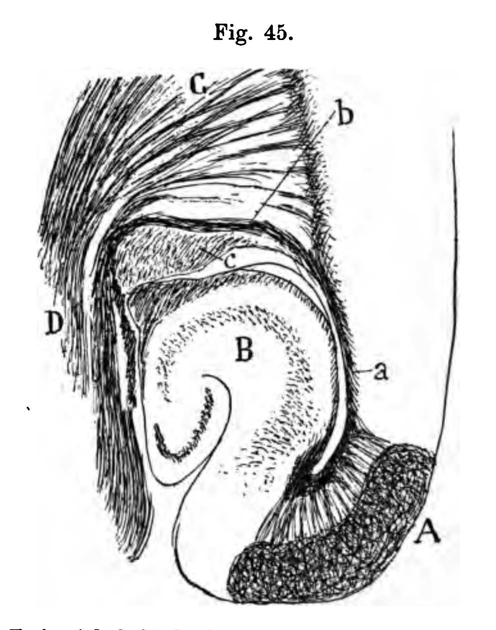
Untere Schichten der oberen Riechrinde der Maus.

5, Horizontalzellen; 6, Schicht der Körner; 7, Schicht der polymorphen Zellen; *b*, Zellen mit kurzem Axencylinder; *c*, *d*, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder; *e*, Körner; *f*, *g*, Bündel von Axencylindern, welche die Körnerschicht kreuzen; *h*, Ventrikel.

Obgleich indess die grosse Mehrzahl der Fasern des Winkel- oder spheno-occipitalen Ganglions in diese Bahnen eintreten, giebt es auch Züge, sowohl direkte wie Collateralen oder Bifurkationsäste, welche sich in der Nähe des Ventrikels zu einem zarten weissen Bande verdichten, dann nach vorn und oben ziehen und vielleicht in das Corpus striatum und den Stabkranz eintreten. In Fig. 45 stellte ich einen

Schnitt dar, in dem der möglicherweise von diesem centrifugalen Zuge eingeschlagene Weg etwas schematisch abgebildet ist. Natürlich verhinderte die enorme Länge des Verlaufs dieses Zuges und der Wechsel der Richtung bei seinen Fasern auf ihrem Wege nach vorn die völlige Verfolgung derselben; ich kann daher ihren Eintritt in das Corpus striatum und den Stabkranz nicht mit absoluter Bestimmtheit versichern.

Fig. 45.



Horizontalschnitt des Ammonshorns, des Corpus striatum und des spheno-occipitalen Focus (achttägige Ratte).

A, oberes Riech-Centrum; *B*, Ammonshorn; *C*, Corpus striatum; *D*, Capsula interna; *a*, *b*, Nervenbündel, welche aus dem oberen Riechcentrum hervorzugehen scheinen.

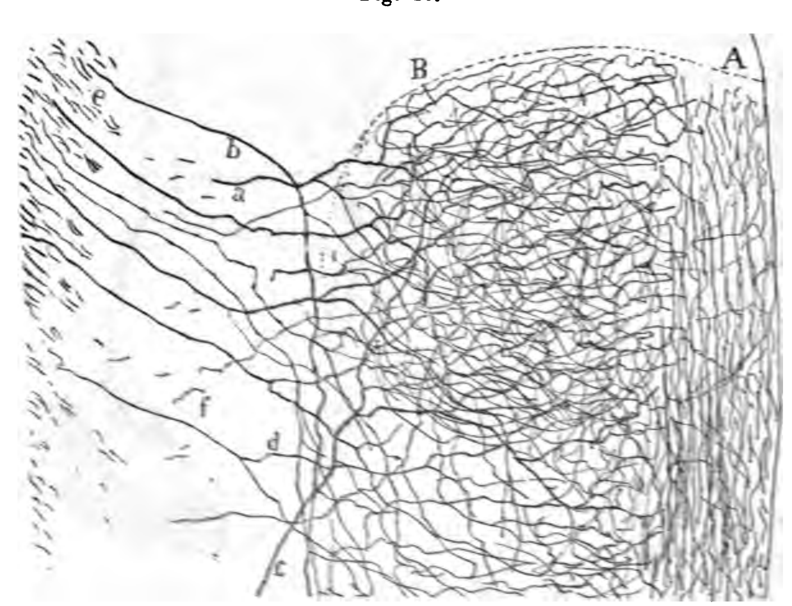
b) Centripetale Fasern. — Bei der Betrachtung des Nervenplexus der dritten und vierten Schicht habe ich als Bestandtheile derselben die aus der weissen Substanz gekommenen centripetalen Fasern aufgeführt.

In Fig. 46, a, b, reproducire ich diese Fasern so wie sie sich in Sagittalschnitten des Gehirns der achttägigen Maus zeigen. Man bemerkt, dass es gewöhnlich dicke Axencylinder sind, welche in schräger Richtung die vierte Schicht erreichen, in welcher oder vor welcher sie sich spalten, und mittelst succesiver Theilungen in der vierten, dritten und zweiten Schicht ein Geflecht gewundener und variköser Aeste mit höchst intrikatem, labyrinthischem Verlauf erzeugen. Einige Fasern verlaufen, ehe sie die vierte Schicht erreichen, eine Strecke lang horizontal und senden aufsteigende Collateralen aus. Die Körner scheinen keine Verzweigung solcher Züge aufzunehmen.

Im Allgemeinen empfängt das spheno-occipitale Ganglion in seiner ganzen Ausdehnung centripetale Bahnen, doch giebt es eine von dem oberen Theil desselben gebildete Stelle, wohin sie in grösserer Menge

streben. Es ist daher verständlich, dass in diesem Zellgebiet der Nervenplexus dichter ist als sonst im Ganglion, und dass er in vollständig gefärbten Präparaten von einem fast schwarzen Fleck von Chromsilber bedeckt erscheint. Die Mehrzahl der zuführenden Fasern dieses Gebietes stammt aus dem Commissuralstrang oder Psalterium dorsale

Fig. 46.



Schnitt durch den oberen Theil des Focus spheno-occipitalis.

A. plexiforme Schicht; B. Geflecht von centripetalen Nervenfasern.

der Autoren. Indess sieht man nicht selten im obern Theil dieses Ganglions eine dicke centripetale Faser anlangen und sich verzweigen, die vielleicht aus der darunter gelegenen weissen Substanz oder aus den mittleren Portionen des Ganglions kommt (Fig. 46, c). Auch sah ich manchmal in der vierten und dritten Schicht den Eintritt und die Verzweigung von aufsteigenden, aus der weissen Substanz hervorgehenden Collateralen.

Wahrscheinliche physiologische Bedeutung der Rinde des Sphenooccipitalganglions. — Die Wichtigkeit dieses Ganglions beruht auf seinen beträchtlichen Verbindungen mit dem Ammonshorn und der

Fascia dentata, wie wir bald sehen werden. Diese Verbindungen sind so bedeutend, dass sie mit Nothwendigkeit auf die functionelle Solidarität beider Centren schliessen lassen, sodass man ohne Bedenken sagen kann: wenn das Spheno-occipitalganglion ein Riechcentrum ist, so muss es auch das Ammonshorn sein.

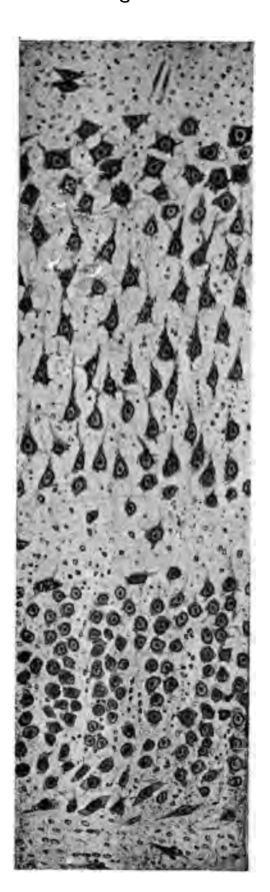
In Anbetracht der topographischen Lage dieses Kerns, seiner Fortsetzung in die untere Riechrinde, und seiner innigen Verbindungen mit dem Ammonshorn, zu welchem er sehr ansehnliche Züge sendet, neige ich zu der Annahme, dass die spheno-occipitale Rinde eine besondere Riechgegend ist.

Es scheint auf den ersten Blick, dass dieses Ganglion Fasern aus der äusseren Wurzel empfangen muss und dass ihre Bahnen auch in der ersten (plexiformen) Schicht enden. Jedoch sind alle meine Bemühungen, diese Verbindungen als wirklich vorhanden nachzuweisen, gescheitert. Bei Beobachtung der Längsschnitte des Lobulus pyriformis des Meerschweinchens und der Katze, denen ein Bulbus olfactorius (Marchi'sche Methode) durchtrennt worden war, habe ich immer gefunden, dass die degenerirten Fasern constant an der Übergangsstelle zwischen den beiden Rinden, d. h. vor dem Beginn des oberen Riechkerns oder der spheno-occipitalen Rinde aufhören. Ebenso gelang es mir mit der Weigert-Palschen Methode nicht, diese Fortsetzung beim Kaninchen und Hunde nachzuweisen. In diesen Präparaten hören die Markfasern der äusseren Wurzel ebenfalls vor dem Eintritt in die genannte spheno-occipitale Rinde auf. Übrigens liegen die Tangentialfasern dieser Gegend viel tiefer als diejenigen der äusseren Wurzel und scheinen in Wirklichkeit sich in Fasern, welche aus tiefen Schichten kommen, fortzusetzen.

Diese negativen Resultate liessen sich durch folgende zwei Hypothesen erklären: entweder, dass die Fortsetzung der äusseren Wurzel ein positives Factum, aber nicht nachweisbar ist, weil ihre Fasern die Markscheide gerade im Moment der Annäherung an das Ganglion verlieren, oder dass diese Verbindungen sich mittelst einer tiefen intermediären Bahn, d. h. durch Axencylinder vollziehen, welche in der unteren Riechrinde entspringen und in der oberen Riechrinde, dem spheno-occipitalen Centrum, enden.

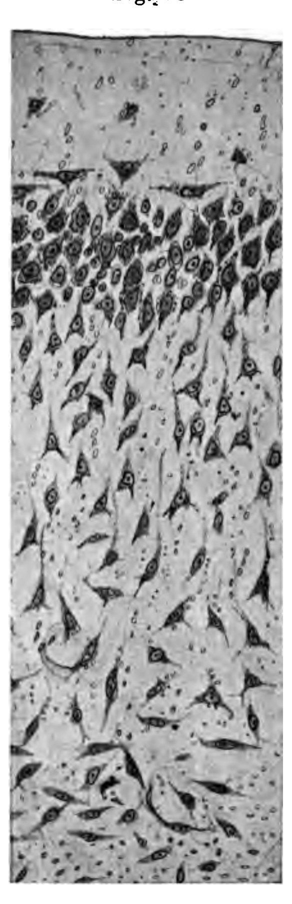
Diese letzte Annahme ist vielleicht die wahrscheinlichere. Sie giebt eine Erklärung für die negativen Resultate der Marchi- und der Weigert-Methode und, noch mehr, sie passt zu der allgemeinen Ansicht, welche

Fig. 47.



Rinde des spheno-occipitalen Ganglions der Katze (Nissl's-Methode).

Fig. 48.



Sphenoidale untere Riech-Rinde der Katze (Nissl's Methode).

den ganzen Lobus pyriformis als Riechsphäre betrachtet. Wir werden es bald sehen, und das ist ein weiterer Beweis dafür, dass aus dem oberen spheno-occipitalen Kern die grösste (vielleicht die ausschliessliche) Riechbahn hervorgeht, welche das Ammonshorn empfängt.

Capitel VI.

OBERE OLFACTORIUSWURZEL UND IHR ENDKERN.

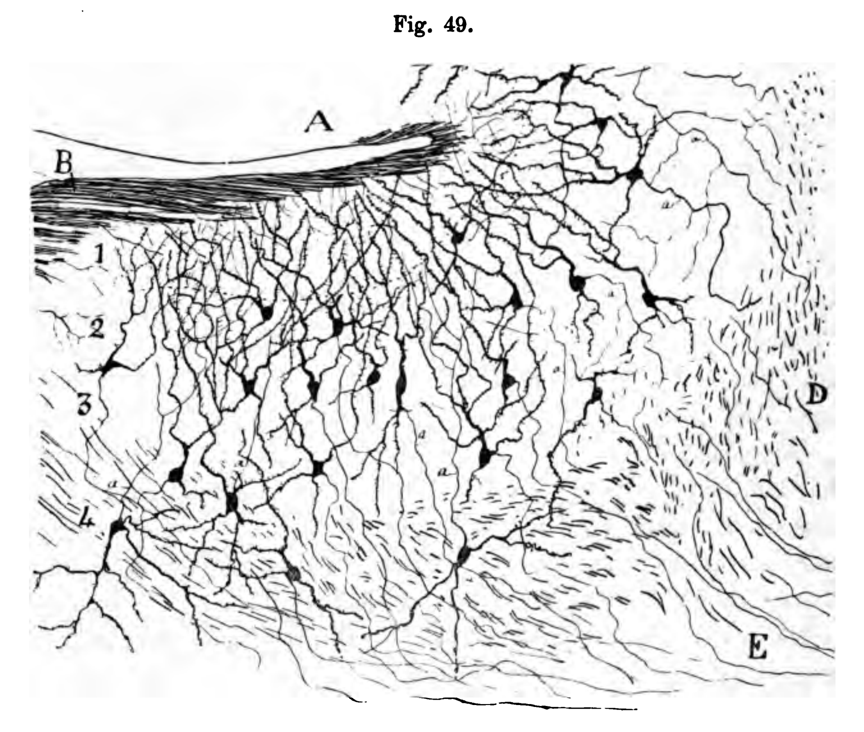
Wenn man axiale oder centrale Schnitte des Bulbus olfactorius, welche mit Chromsilber gefärbt sind, untersucht, so erkennt man, dass die obere Schicht des Pedunculus bulbaris, zwischen dem frontalen Ende des Gehirns und dem Lobulus accessorius, auch eine oberflächliche Schicht von Nervenfasern enthält, welche sich in Mitralzellen fortsetzen. Einige dieser Fasern stammen wahrscheinlich aus dem Lobulus accessorius, jedoch die Mehrzahl kommt aus der ganzen inneren und oberen Bulbärrinde, von wo sie, zu Bündeln vereinigt, nach hinten und aussen ziehen, um schliesslich in die äussere Olfactoriuswurzel zu convergiren. Infolge dieser Dislocation und Convergenz nach hinten und aussen ist diese Schicht oberer Fasern um so ärmer an Zellen, je näher der mittleren Ebene. Während daher in Fig. 49, *B*, welche einen centralen Sagittalschnitt darstellt, die erwähnten Mitralfasern zahlreich sind und eine breite Schicht erzeugen, welche bis zur bulbocerebralen Falte reicht, vermindern sich in den fast tangentialen oder der inneren Bulbusebene sehr nahen Sagittalschnitten die Bahnen, concentriren sich nur in der erwähnten Falte und nehmen einen Theil der Molecularschicht des Stirnendes des Gehirns ein.

Die erwähnte obere Schicht der Mitralfasern kann man als obere Olfactoriuswurzel bezeichnen, da aus ihr Collateralen abgehen nach einem darunterliegenden bogenförmigen, grauen Herd, den wir in Fig. 49, 1 darstellen. Jedoch bemerke ich, dass jene Wurzel nicht in diesem Herd endet, sondern sich bis in den Lobulus pyriformis verlängert, weshalb der uns hier beschäftigende Olfactoriuskern als gleich geartet

angesehen werden muss wie die graue Rinde, welche unter dem bulbären und frontalen Theil der äusseren Wurzel liegt, d. h. als Unterstation, in der die Olfactoriuscollateralen enden.

Die Schichten dieses Nucleus peduncularis superior sind dieselben

Fig. 49.



Sagittalschnitt durch den oberen Olfactoriuskern des Lobulus olfactorius (Maus).

A, Spitze des Frontallappens; *B*, obere Wurzel; *D*, Schicht der weissen Substanz; *E*, Projectionsaxencylinder; *1*, *2*, *3*, *4*, Schichten des oberen Olfactoriuskerns.

wie die des unter der äusseren Wurzel gelegenen. In ihm giebt es: 1. eine dichte plexiforme Schicht, nach hinten in die plexiforme Schicht der bulbofrontalen Falte sich fortsetzend, woselbst sich aus der oberen Wurzel hervorgegangene Collateralen, Protoplasmabüschel der Pyramidenzellen und aufsteigende Nervenfasern verzweigen, welche letzteren aus in tiefen Schichten gelegenen Martinottischen Zellen stammen. 2. Die

Schicht der polymorphen Zellen, ei-, stern- oder spindelförmige Elemente enthaltend, ohne Radiärschaft, und versehen mit zwei oder mehr aufsteigenden, in der plexiformen Schicht verzweigten Dendriten, mit einigen horizontalen und absteigenden Dendriten und mit einem dünnen Axencylinder, der in die weisse Substanz hinabsteigt, wo er, von vorn nach hinten ziehend, verschwindet. 3. Unter dieser Schicht findet sich eine andere mit grösseren Zellen von verschiedener Gestalt, welche Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramidenzellen genannt werden kann, obgleich in Wirklichkeit die Pyramidenform wenig zahlreich ist und die spindel- und sternförmigen Zellen überwiegen. Alle diese Zellen zeigen indess, nach Art der eigentlichen Pyramiden, radiäre Aeste für die erste Schicht und absteigende Protoplasmafortsätze, die oft bis in die weisse Substanz verlängert sind, zu welcher sie den langen, unregelmässig verlaufenden, mit grossen Theils rückläufigen Collateralen versehenen Axencylinder senden. 4. Die Schicht der tiefen polymorphen Zellen beherbergt Elemente von verschiedener Form mit starken absteigenden Dendriten und einem sehr gewundenen radiären Schaft oder ebensolchen Aesten. Einige dieser Zellen liegen mitten in der weissen Substanz, in welche sie den Nervenfortsatz senden. Auch fehlt es nicht an gewöhnlich tief gelegenen Zellen mit aufsteigendem Axencylinder (Fig. 49, 4), der sich in der plexiformen Schicht verzweigt, nach vorheriger Abgabe von Aesten an die zweite und dritte Schicht.

Die weisse Substanz des Focüs peduncularis superior ist dicht und bildet eine von vorn nach hinten gerichtete, bogenförmige Schicht, welche sich, wie in Fig. 49, *D* zu sehen, in diejenige der Frontalfalte der Hirnrinde fortsetzt. Fast alle diese Fasern erscheinen in Sagittalschnitten quer getroffen (Fig. 49, *D*). In der That nimmt die Mehrzahl dieser Bahnen anfänglich eine Richtung nach aussen, um sich dann schräg zu wenden und in die grosse Projectionsriechbahn einzutreten, welche bald von unten, bald von aussen, bald quer, die Spitze des Corpus striatum (Lobulus olfactorius einiger Autoren) kreuzt, und vereinigt schliesslich ihre Bestandtheile mit der Projectionsbahn der Sphenoidalrinde. Bei einigen Axencylindern ist dieser Verlauf schon in den Sagittalschnitten bemerkbar (Fig. 49, *E*), jedoch gestatten nur die Horizontalschnitte,

mit Sicherheit den Eintritt jener in die Bündel zu beobachten, welche den vorderen und unteren Theil des Corpus striatum kreuzen. Ich füge noch hinzu, dass man in diesen häufig Fasern antrifft, welche wegen ihrer Zartheit, ihres Verlaufs und ihrer Richtung als für die vordere Commissur bestimmt gelten können.

Capitel VII.

TUBERCULUM OLFACTIVUM.

Zu den als Riechcentren geltenden Gebieten gehört auch eine graue Sphäre des Stirnlappens, das Spatium perforatum anterior beim Menschen, das Tuberculum olfactivum bei den Thieren. Dieses Gebiet, bei den Nagethieren eine eiförmige Vorwölbung bildend, grenzt nach hinten an den Tractus opticus, nach vorn an die Basis des Pedunculus bulbaris, nach aussen an die äussere Olfactorius-Wurzel, nach innen an den Nervus opticus.

Die Structur des Tuberculum olfactivum, in den allgemeinen Zügen von Ganser studirt, ist besonders von C. Calleja aufgeklärt worden, welcher drei Schichten beschreibt: 1. die moleculare, 2. die der kleinen und mittelgrossen Pyramiden, 3. die plexiforme Schicht (polymorphe Zellen). Die erste Schicht soll von wechselnder Dicke sein und besitzt eine Zartheit wie in keiner anderen Hirngegend; in ihr figuriren die Büschel der darunter liegenden Pyramiden, Verzweigungen von Martinotischen Axencylindern und Nervenfortsatzverzweigungen autochthoner Neurone. Die zweite Schicht soll Pyramidenzellen besitzen, die unregelmässiger als sonstwo im Gehirn vertheilt sind, und namentlich gewisse Inseln von zusammengedrängten Zellen, welche kleinen, verunstalteten Pyramiden gleichen. Die oberflächlicheren Zellen dieser Conglomerate, kugel- oder sternförmig oder dreieckig, haben keinen Radiärschaft, besitzen aber divergirende und sehr feine Dendriten. Inmitten dieser Pleyaden von Zellen der zweiten Schicht sollen unter Bildung eines sehr dichten granulirten Plexus bestimmte feine Nervenfasern enden, welche aus der weissen Substanz kommen und ungewissen Ur-

sprungs sind. Die dritte Schicht soll grosse, unregelmässige Zellen beherbergen, deren radiäre Dendriten nicht bis in die moleculare Schicht reichen. Die Mehrzahl dieser Zellen besitzen keine besondere Richtung und sind bald schräg, bald sogar horizontal gestellt. Ihr Axencylinder dürfte in die weisse Substanz eintreten, bei einigen Zellen jedoch aufsteigen und sich in der ersten Schicht vertheilen.

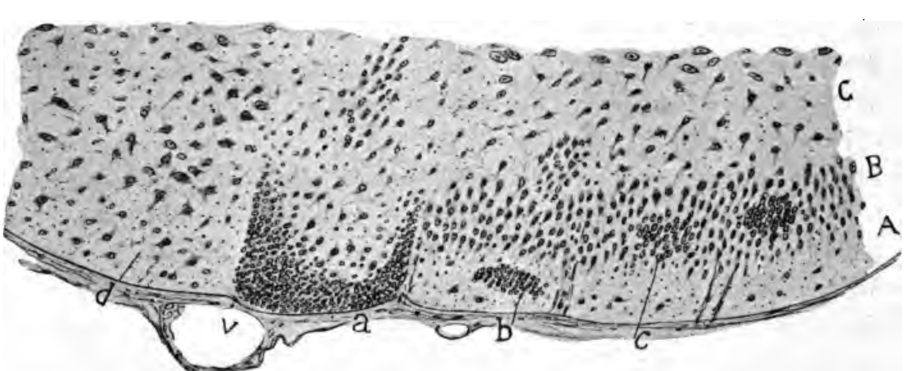
Meine Beobachtungen, diejenigen Callejas grossentheils bestätigend, erstrecken sich auf Nissl- und Golgi-Präparate von Hund, Katze, Kaninchen, Maus und Mensch.

Auf den ersten Blick erscheint das Spatium perforatum beim Menschen, mit der Nisslschen Methode behandelt, so vielgestaltig, dass es unmöglich ist, die ganze Rinde dieses Herdes in eine Structurformel zu bringen, das Aussehen ist von Schnitt zu Schnitt verschieden und wechselt nach den Richtungen, besonders aber von innen nach aussen. Es dürfte daher zweckmässig sein, hier drei Sphären zu unterscheiden: eine äussere, mittlere und innere oder fissurale.

Die äussere Region, in der Nähe der äusseren Wurzel gelegen, lässt vier Schichten erkennen: 1. Die plexiforme. Sie ist dicht, wird von dicken Gefässen durchkreuzt und enthält in ihrer unteren Hälfte ungleich vertheilt gewisse dreieckige oder polygonale Riesenzellen mit divergirenden Dendriten. 2. Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden. Sie umfasst ein ziemlich ausgedehntes Gebiet, in welchem die Zellen unregelmässig, häufig gruppenweise verstreut liegen: es giebt grössere und kleinere Gruppen, nicht selten sieht man auch die Pyramiden zu zwei parallelen Reihen angeordnet. Zwischen diesen Gruppen existirt ein Geflecht, in welchem einige Spindel-, dreieckige oder polygonale Zellen von beträchtlicher Grösse und ohne bestimmte Anordnung und Richtung liegen. 3. Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen. Bereits mit einer Menge von Fasern weisser Substanz vermischt, bilden sie in dieser Schicht gewisse, durch grosse Zwischenräume getrennte Inseln von stern- oder spindelförmigen oder dreieckigen Riesenzellen. Diese Zellen ähneln hinsichtlich Form und Textur sehr den motorischen Zellen, indem sie wie diese viel an Chromatinkörnern reiches Protoplasma und viel gelbliches Pigment besitzen.

Die mittlere Gegend besitzt dieselben Schichten, unterscheidet sich aber von der vorigen durch zwei Merkmale: 1. dadurch, dass die Anhäufungen kleiner Pyramiden oberflächlicher liegen, sodass einige bis zur pia mater reichen und oberhalb derselben die plexiforme Schicht verschwindet oder sich verschmälert; 2. durch das Fehlen der tiefen Gruppen von Riesenzellen. Ausserdem zeigen die erwähnten Inseln der zweiten Schicht sehr wechselnde Gestalt und Ausdehnung; nicht selten sieht man sie unterhalb der Zellenstreifen selbst in Form eines Fusses

Fig. 50.



Von vorn nach hinten gehender Schnitt durch das Tuberculum olfactivum der zweimonatigen Katze.

A, plexiforme Schicht; *B*, mittelgrosse Pyramiden; *C*, polymorphe Zellen; *a*, grosse Insel von Zwergzellen; *b*, andere kleine Insel; *c*, Anhäufung mittelgrosser Pyramiden; *d*, vor dem Chiasma gelegener Theil des Tuberculum olfactivum; *v*, Blutgefäss.

oder Stieles sich verlängern. Ebenso bemerkt man an einzelnen Punkten, dass die Inseln kleiner kugliger Zellen mit solchen mittelgrosser Pyramiden unregelmässig wechseln. Zwischen den Inseln sieht man ein mit mittelgrossen und grossen polymorphen Zellen besätes Geflecht; letztere erstrecken sich weit nach innen, unterhalb jener, bis an die Grenze der weissen Substanz.

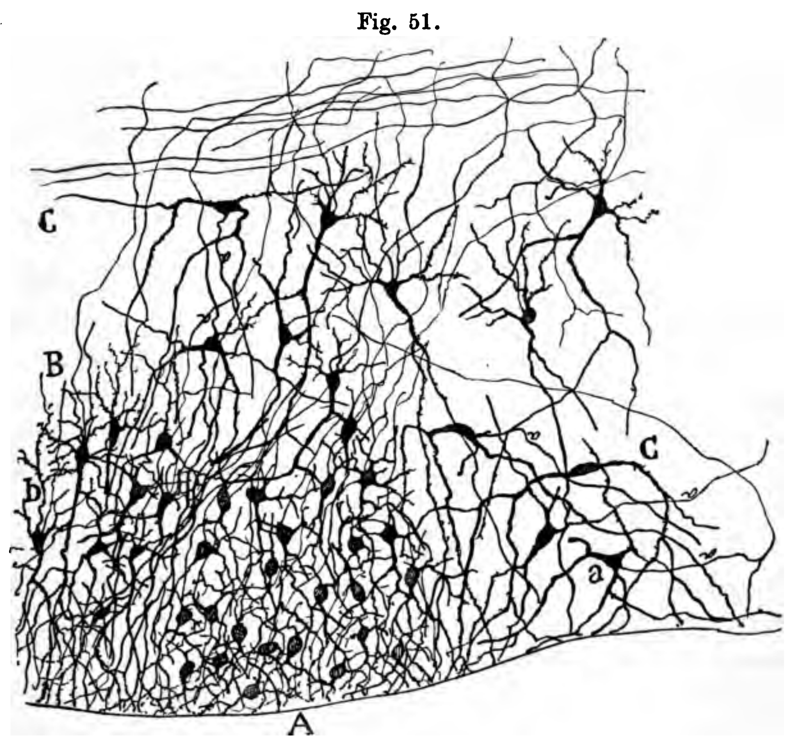
Die innere Region nähert sich dem Hemisphärenspalt der Frontalrinde und ist durch das Fehlen ausgeprägter Schichtenbildung kenntlich. Etwas künstlich lassen sich zwei Schichten unterscheiden: die plexiforme, bemerkenswerth durch eiförmige, polygonale oder dreieckige

Riesenzellen ohne besondere Anordnung und Richtung; und die plexusartig aussehende der unregelmässigen Zellen mit ganz verschiedenartigen, gewöhnlich stern- oder spindelförmigen Elementen ungleichmässig besät. Hier und da trifft man eine parallel zur Oberfläche verlängerte und aus mittelgrossen oder kleinen Zellen bestehende Insel.

Die gleiche Anordnung, wenn auch weniger complicirt, trifft man bei den Säugethieren. In Fig. 50 ist ein Sagittalschnitt durch das Tuberculum olfactivum der zweimonatigen Katze dargestellt. Es finden sich, von vorn nach hinten, drei Gebiete: ein ausgedehntes vorderes, hinter dem Fuss des Bulbus gelegen; in ihm existiren drei Schichten: die plexiforme, die der kleinen und mittelgrossen Pyramiden und die der polymorphen Zellen; ein mittleres, unbedeutenderes, charakterisirt durch einen peripheren Rand sehr kleiner Zellen oder Körner (Fig. 50, a), und ein sehr breites hinteres (wovon in der Figur nur ein kleiner Theil sichtbar ist), deutlich erkennbar an dem Fehlen einer bestimmten Schichtenbildung (*d*). In der vorderen Gegend pflegt die plexiforme Schicht vereinzelte schmale Inseln von Körnern oder sehr kleinen Zellen (*b*) aufzuweisen; jedoch sind diese Anhäufungen gewöhnlicher in der zweiten Schicht (mittelgrosse Pyramiden) und sogar in der dritten, woselbst sich ebenfalls Zellen von ausserordentlicher Kleinheit zu ihrer Bildung zusammenfinden (*c*). Die mittlere Gegend (der Zellbelag) ist ohne Zweifel das Rindengebiet, wo die erste Schicht am zartesten erscheint. In der That verschwindet sie gänzlich auf der höchsten Stelle der Insel (Fig. 50, *a*), unterhalb deren sich ein plexiformer, mit mittelgrossen Zellen besäter Kern und, tiefer, eine unregelmässige Anhäufung von mittelgrossen Pyramiden befindet. Diese grosse submeningeale Pleyade von Körnern befindet sich bei allen von mir untersuchten Geschöpfen (Hund, Katze, Maus, Kaninchen, Meerschweinchen, Mensch), und ihr Aussehen wechselt sehr mit der Lage und Richtung der Schnitte und der Species des untersuchten Thieres. Beim Hunde namentlich besitzt sie eine grosse Ausdehnung, indem sie mit ihren Rändern bis in die tiefen Schichten reicht und verzweigte und anastomosirte Stränge und Bänder aussendet, in deren Centrum häufig grössere, in einen sehr reichen Protoplasmaplexus eingehüllte Zellen stecken. Ein Vergleich dieser Frontalschnitte mit den sagittalen be-

weist, dass diese colossale Körnerinsel eine helmförmige Gestalt oder die einer nach innen concaven Membran mit gefalteten oder eingerissenen Rändern besitzt. In den mehr nach aussen gelegenen Schnitten der Tuberculargegend fehlt diese plötzliche Querfaltung, welche in Fig. 50, a

Fig. 51.



Sagittalschnitt eines Stücks des Tuberculum olfactivum der 20tägigen Katze.

A, Rand der grossen oberflächlichen Insel von Zwergzellen; *B*, Schichten der mittelgrossen und grossen Pyramiden; *C*, Schicht der polymorphen Zellen; *C'*, Commissur der prächiasmatischen Gegend.

zu sehen ist, und zeigt sich die grosse Insel als Querschnitt einer flachen Muschel, deren spitzer Theil sich der Oberfläche nähert.

Die hintere Gegend schliesslich, die vor dem Chiasma gelegene, ist charakterisirt durch das Fehlen von Inseln und das Vorhandensein von grossen, unregelmässig verstreuten Zellen (d). Im Hinblick auf das Ueberwiegen und die Verbreitung der grossen Zellen, den Mangel einer bestimmten Richtung bei denselben und einer deutlichen

Schichtenbildung, ähnelt diese prächiasmatische Gegend sehr dem benachbarten Fissurgebiet, in welches es sich fortsetzt.

Es ist mir nicht gelungen, alle diese dem äusseren Ansehen und wahrscheinlich der Structur nach so verschiedene Gebiete mittelst der Chromsilbermethode zu analysiren. Namentlich beim Menschen waren meine Färbungsversuche ergebnisslos. Auch bei Thieren von 8 Tagen bis zu einem Monat hält es schwer, gute Präparate zu erhalten, da die Zellen der erwähnten Inseln, insbesondere die der grossen oder oberflächlichen Insel, sehr schlecht das Chromsilber annehmen. Diese Schwierigkeiten gestatteten nicht, über die von Calleja gefundenen Thatsachen hinauszugelangen, welcher in vielen Punkten das mit der Golgischen Methode Erreichbare erreicht hat.

In Fig. 51 und 52 habe ich einige der gewonnenen Resultate dargestellt. In Fig. 51, *A*, welche dem Sagittalschnitt der Gegend der grossen Pleyade von Zwergzellen (bei der Katze) entspricht — der Schnitt ging nicht durch das Centrum, sondern durch die Contur des Körnerhelms — sind die Körner zu sehen, welche Calleja sehr genau beschrieb. Es sind dies ohne Zweifel die kleinsten Nervenzellen, die existiren, da ihr Umfang bei den oberflächlicheren nicht über 5 μ beträgt. Ihr Protoplasma ist so gering, dass der Kern beständig transparent ist, und ihre sehr feinen Dendriten, zwei, drei oder mehr, strahlen nach allen Richtungen aus, allerdings mit der Neigung, in die rudimentäre plexiforme Schicht hinaufzuziehen.

Bei den tiefer gelegenen Zellen nimmt der Umfang zu und prägt sich die Pyramidenform aus. Der sehr feine und absteigende Axencylinder dringt in die weisse Substanz und tritt in die grosse Riech-Projectionsbahn ein.

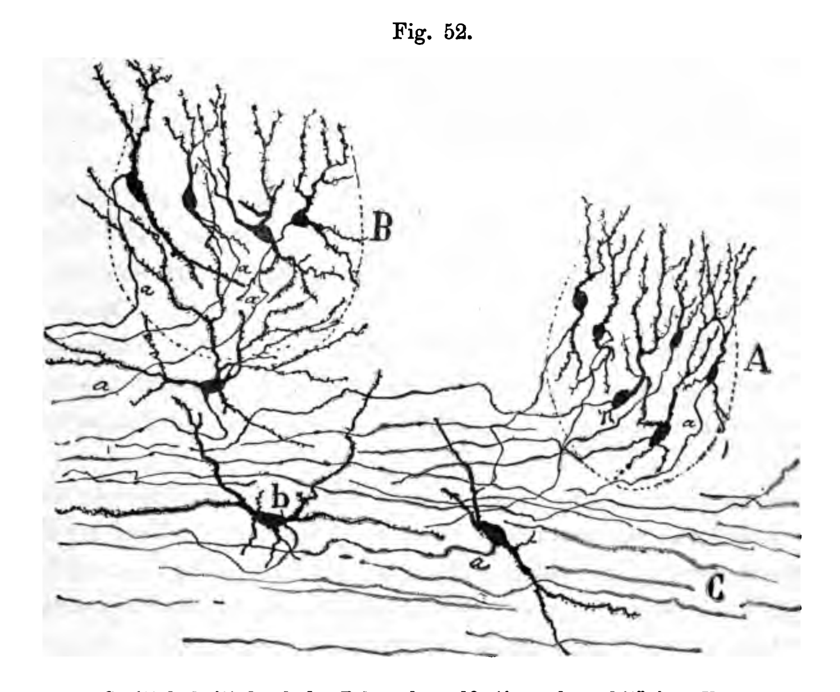
Nach Calleja empfangen diese Inseln zahlreiche tiefe Nervenfasern, die in einem sehr dichten Plexus enden. Diese centripetalen Fasern, welche ich einige Male bei Katze, Kaninchen und Maus färbte, scheinen aus den radiären Bündeln zu kommen, welche den Kopf des Corpus striatum kreuzen; doch konnte ich den Ursprung nicht feststellen.

Die Dimensionen der die Inseln bevölkernden Zellen sind ungleich. Es giebt Pleyaden von mittelgrossen Pyramidenzellen und solche mit kleinen Zellen. In Fig. 52 *A*, *B*, der achttägigen Maus entnommen,

erscheinen zwei bezüglich der Grösse der Zellen etwas verschiedene Inseln, wenn auch identisch hinsichtlich des Verlaufs der Axencylinder, welche sich bis weit in die weisse Substanz verfolgen lassen. Unterhalb derselben bemerkt man eine Schicht grosser polymorpher Zellen, gekreuzt von radiären Bündeln, welche aus der frontalen Riechrinde kommen.

In den insellosen Gebieten verhält sich die Rinde des Tuberculum olfactivum mit einigen Abweichungen ähnlich wie die frontale Riech-

Fig. 52.



Sagittalschnitt durch das Tuberculum olfactivum der achttägigen Maus.

A und *B*, Pyramideninseln; *C*, weisse Substanz mit polymorphen Riesenzellen.

rinde. Man beobachtet an ihr eine Molecularschicht, eine solche der mittelgrossen und grossen Pyramiden und eine mit grossen polymorphen Zellen besäte plexiforme Schicht (Fig. 51, *B*). Zwei Merkmale indess unterscheiden die frontale Riechrinde von der des Tuberculums: die unregelmässige Richtung der Zellen, deren Radiärschäfte sehr verschieden verlaufen, und die relative Kleinheit der Zellen der zweiten Schicht, welche niemals die Grösse der mittelgrossen Pyramiden erreichen.

Auf die schwierige Frage, ob in das Tuberculum olfactivum Fasern aus der Rinde des Bulbus eintreten und sich darin verzweigen, kann ich nichts Bestimmtes antworten. In den Marchi-Präparaten ist es nicht möglich, nach Exstirpation des Bulbus olfactorius degenerirte Fasern in der plexiformen Schicht zu finden. In Golgi-Präparaten fehlen niemals dicke, in dieser Schicht verzweigte Fasern, welche horizontal lange Strecken durchlaufen und kleine Aestchen an die Insel abgeben; jedoch gestattet die mannigfache Richtung dieser Bahnen und ihr complicirter Verlauf nicht, zu entscheiden, ob sie eine Fortsetzung von Fasern der mittleren oder inneren Olfactoriuswurzel sind oder etwa aufsteigende, aus grossen polymorphen Zellen stammende Martinottische Fasern darstellen.

Alles in Allem: Bis jetzt hat niemand den Eintritt von secundären oder tertiären Riechfasern in den hier in Rede stehenden Herd nachgewiesen. Es ergiebt sich nur als wahrscheinlich, dass derselbe eine Bedeutung für das Riechen hat; seine Structur erinnert andererseits eher an die des Subiculums und Präsubiculums, als an die der eigentlichen Riechcentren, in denen allen wir eine zweite, zusammenhängende oder unzusammenhängende, aus polymorphen Riesenzellen bestehende Schicht finden.

Was die hintere oder prächiasmatische Rinde anlangt, so bietet sie nichts mit der des Tuberculums Gemeinsames; sie ähnelt derjenigen der Fissur des Frontallappens, mit welchem sie später beschrieben werden wird. In Fig. 81 stelle ich einige der grossen Zellen dieses Rindengebiets dar (ein Theil, welcher der grossen Pleyade von Zwergzellen benachbart ist), bei welchen der Axencylinder zuerst horizontal verläuft und an die plexiforme Schicht Aeste abgiebt.

Capitel VIII.

TERTIAERE RIECHCENTREN. — AMMONSHORN.

Bisher haben wir die sicheren Riechcentren studirt, jene, bei welchen man den Eintritt von Riechfasern erster oder zweiter Ordnung beobachten kann. Zahlreiche Autoren aber — seit der denkwürdigen Arbeit Brocas über die limbische oder Riech-Rinde und seit den Untersuchungen Gansers, Honeggers, Zuckerkandls, Edingers und Köllikers — rechnen zu dem Riechsystem einen Theil von Organen, deren Beziehung zu den eben studirten primären und secundären Riechcentren nicht hinreichend erwiesen ist. Dies sind: das Ammonshorn, die Fascia dentata, der Fornix inferior und superior, das Septum pellucidum, der Gyrus fornicatus, die innere und untere Rinde des Lobulus frontalis, die Nervi Lancisi (striae supracallosae, äusserer und innerer) und das Indusium, die Zuckerkandlsche Riechstrahlung etc.

Ueber alle diese Organe habe ich langwierige und eingehende Untersuchungen angestellt, deren Resultate, in vielen Punkten von der landläufigen Ansicht abweichend, ich im Folgenden kurz schildern will.

Es kam mir bei Inangriffnahme dieser Arbeit hauptsächlich darauf an, die Grundzüge des Olfactoriussystems festzustellen. Und zu diesem Zweck musste ich, schon bei den ersten Analysen, vom Gehirn des Menschen und der grossen gyrencephalen Thiere absehen und alle Aufmerksamkeit auf das kleine Gehirn der jungen Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens verwenden, Thiere, welche neben der hohen Entwicklung der Riechcentren den Vortheil einer äussersten Zartheit der weissen Substanz, in der jedes etwas starke Bündel sich deutlich abhebt und leicht verfolgen lässt, ferner der geringen Entfernung der Nervencentren unter sich bieten.

Ammonshorn.

Es soll hier keine Beschreibung der Structur des Ammonshorns erfolgen. Dieselbe findet sich bereits in einer früheren Arbeit von mir[35]), auf welche ich den Leser verweise, der übrigens auch die Schriften von Golgi, Sala, Lugaro, Schäffer und die hervorragende Studie von Kölliker in seinem Handbuch der Gewebelehre mit Nutzen zu Rathe ziehen wird. Ich will mich auf eine synthetische Uebersicht über den Bau dieses Centrums beschränken.

Bekanntlich ist das Ammonshorn eine verschmälerte und vereinfachte Gehirnwindung, deren freier Rand umgeben und garnirt erscheint von einem noch einfacheren Stück Windung, genannt Fascia dentata.

Sieht man hier ab von den autochthonen kurzen Bahnen und hält sich nur an die Zellen mit langem Axencylinder, so kann das Ammonshorn als eine krummlinige Pallisade von Pyramidenzellen betrachtet werden, von denen die mittleren oder die mit zartem Axencylinder im oberen Theil des Organs, die grossen oder die mit dickem Axencylinder im mittleren oder Fimbriatheil und im Endrande liegen. Es ist so, als wenn die beiden Schichten der grossen und mittelgrossen Pyramiden einer motorischen Windung, statt übereinandergelegt zu sein, sich in derselben Ebene befänden, d. h. die einen neben den anderen, und eine fortlaufende Reihe bildeten. Alle diese mittelgrossen und grossen Pyramiden entsprechen, nach Morphologie und Verbindungen, dem Typus der Gehirnzelle. Sie besitzen: einen in den der weissen Substanz am nächsten befindlichen Ebenen gelegenen Körper, absteigende Dendriten in Form eines Büschels und einen Radiärschaft, welcher quer durch die stratum radiatum und lacunosum genannten Schichten steigt, um mittelst einer ausgedehnten Verzweigung in der molecularen oder plexiformen Schicht zu enden. Die grossen Zellen jedoch, die der unteren und mittleren Formation des Ammonshorns*), unterscheiden sich von den oberen durch einen kürzeren Radiärschaft, der an seinem Anfangstheil mit stacheligen

*) Ich nenne centralen oder intermediären Theil des Horns die Stelle des Übergangs zwischen dem oberen und unteren Rand desselben, woselbst die Fimbria entspringt.

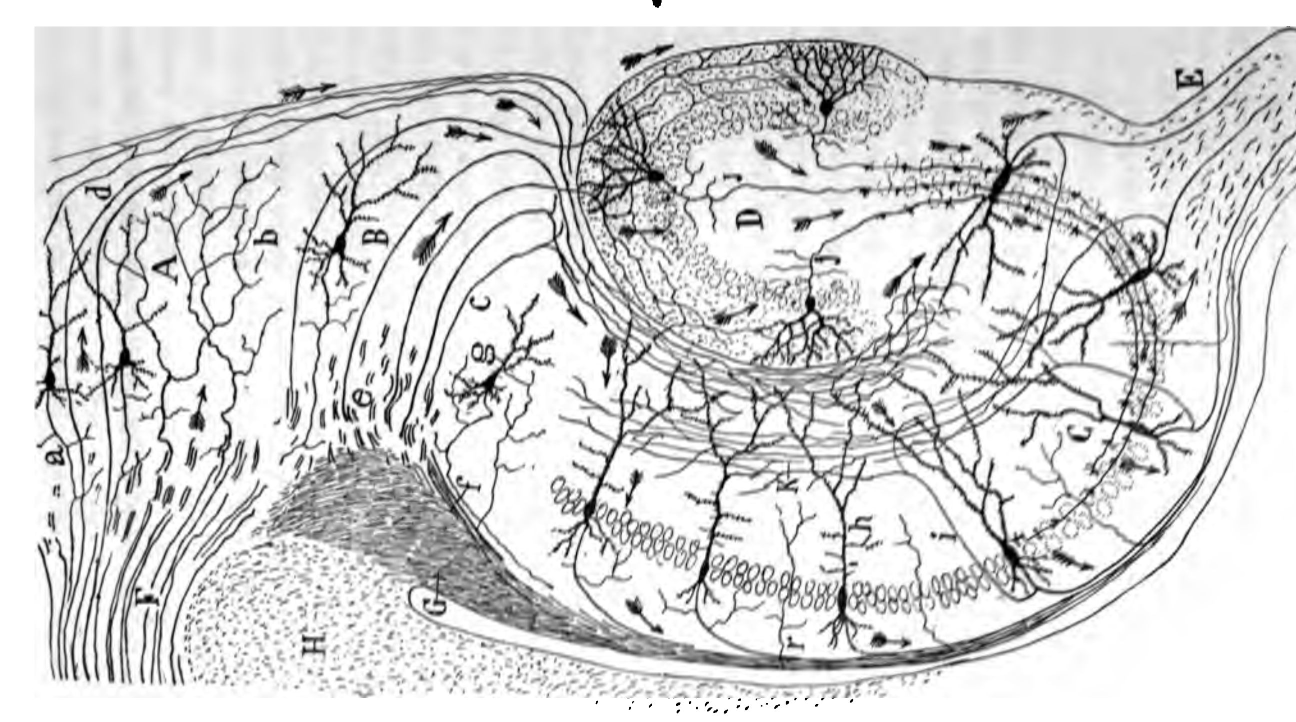
Fortsätzen versehen ist. Dieselben treten in Contact mit den Verzweigungen der Axencylinder der Körner.

Wenn man den Axencylinder der unteren und mittleren Pyramiden genügend weit verfolgt, so bemerkt man, dass er nach Abgabe einer dicken rückläufigen Collaterale den Alveus gewinnt und von hier die Fimbria erreicht und endlich das Septum pellucidum, wo er zwei wichtige Bahnen bilden hilft: eine commissurale, welche Kölliker als Psalterium ventrale bezeichnet, dazu bestimmt, die Rand- und unteren Theile des Ammonshorns mit den entsprechenden der anderen Seite zu verbinden, und eine centrifugale, dies sind die Columnen des Fornix und gewisse absteigende, in das Tuber cinereum eintretende Strahlungen. Die rückläufige Collaterale, von Schäffer entdeckt und von mir bestätigt, begiebt sich zum Stratum radiatum und lacunosum, tritt in die obere Region des Ammonshorns und setzt sich in Contactverbindung mit den Schäften und Endbüscheln der mittelgrossen oder oberen Pyramiden. Diese Associationsfaser ist die analoge der associativen Bifurcationsäste, die ich an vielen Stellen der Rinde kleiner Säugethiere gefunden und die mein Bruder bei der Gehirnrinde der Reptilien (an der dem Ammonshorn entsprechenden Stelle) beschrieben hat.

Die Axencylinder der mittelgrossen Pyramiden (derjenigen der oberen Formation des Ammonshorns, alveus intraventricularis der Autoren) ziehen ebenfalls durch den Alveus, von unten nach oben und von aussen nach innen, und convergiren in der oberen Ebene der ventralen Commissur zwischen den Ammonshörnern. In ihrem Verlauf zeigen sie, wie ich beobachtete, collaterale Aestchen, welche sich in den Geflechten des Stratum oriens, radiatum und lacunosum vertheilt finden. Einige Fasern haben den Character von Endfasern und verzweigen sich ausgiebig innerhalb der genannten Schichten; wahrscheinlich entspringen sie aus Commissuralfasern der entgegengesetzten Seite.

Verbindung der Ammonshorn-Pyramiden. — Die Pyramidenzellen, sowohl der oberen (intraventriculären) wie der unteren Region des Ammonshorns, empfangen Bahnen von 3 Arten von Nervenfasern: Im Niveau des Körpers und der absteigenden Dendriten verbinden sie sich mit den Nervenendverzweigungen der zahllosen Zellen mit kurzem Axencylinder, welche im Stratum oriens liegen; in der Höhe des Schafts und der

Fig. 68.



Schema der Structur und der Verbindungen des Ammonshorns.

A, Ganglion der Occipitalspitze; *B*, Subiculum; *C*, Ammonshorn; *D*, Fascia dentata; *E*, Fimbria; *F*, Cingulum; *G*, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; *H*, Corpus callosum; *a*, Axencylinder, welche in das Cingulum eintreten; *b*, Fasern des Cingulum, welche im Herd der Occipitalspitze enden; *c*, perforirende, spheno-ammonische Fasern; *d*, perforirende Cingulumfasern; *e*, Schicht der oberen spheno-ammonischen Fasern, *g*, Zelle des Subiculums.

ersten Abzweigungen desselben treten sie in Contact mit den langen, rückläufigen oder Associationscollateralen, sowie mit Verzweigungen der Commissurenfasern (Psalterium ventrale), und mittelst des Endbüschels schliesslich empfangen sie den Impuls, der aus den exogenen Fasern kommt, welche sich über das Stratum lacunosum und die Lamina medullaris circumvoluta verzweigen. Diese letzten exogenen Leiter kommen bekanntlich aus der Molecular- oder plexiformen Schicht des Subiculums und der Präsubiculargegend und stellen aufsteigende Fasern der weissen Substanz dieser Herde dar (Fig. 53, *e*, *c*).

Fascia dentata. — Dieses Rindengebilde besteht im Wesentlichen aus einem System von Neuronen mit kurzem Axencylinder, welche den Riesenpyramiden der Umgebung und der unteren Gegend des Ammonshorns angegliedert und subordinirt sind (Fig. 53, *D*).

Die Körner sind kleine eiförmige Zellen, gewöhnlich ohne Basilardendriten und mit einer Gruppe von divergirenden Protoplasmafortsätzen versehen, welch' letztere in der oberflächlichen oder plexiformen Schicht verzweigt sind. Der dünne Axencylinder entspringt aus dem unteren Ende des Körpers, zieht in die darunter liegende plexiforme Schicht, wo er Collateralen aussendet. Diese sind mit den Dendriten der Zellen mit langem und kurzem Axencylinder, welche in tiefen Schichten liegen, verbunden; dann erreicht er die Formation der grossen Pyramiden, verliert durch Auftreten von verzweigten Stacheln seine Glätte und endet unter Contact mit dem Körper und dem dicken Schaft dieser letztgenannten Zellen (*J*).

Die, der Stromaufnahme dienende Oberfläche der Körner ist eine zweifache: Der Körper und der Anfang des Schafts, an denen sich die Verzweigungen der Zellen mit kurzem und aufsteigendem Axencylinder vertheilen, welche in der darunter befindlichen plexiformen Schicht liegen, und das periphere Protoplasmabüschel; letzteres ist über die Molecularschicht der Fascia dentata ausgestreckt, und mit ihm treten in Contact die freien Verzweigungen zahlreicher exogener Fasern, welche aus der Lamina medullaris circumvoluta kommen.

Es repräsentiren also die Körner eine Pallisade von Zwergneuronen, welche zwischen gewisse zuleitende, exogene, aus der weissen Sub-

stanz stammende Fasern und die grossen, im Hilus und dem unteren Theil des Ammonshorns gelegenen Projectionspyramiden eingeschaltet ist. Im Schema Fig. 53 gebe ich eine Uebersicht der wesentlichen Structur des Ammonshorns und der Fascia dentata und sind die Hauptverbindungen der Neurone sowie die Bahnen bezeichnet.

Capitel IX.

SYSTEME EXOGENER FASERN, WELCHE IN DAS AMMONSHORN UND DIE FASCIA DENTATA EINTRETEN. — SPHENO-AMMONISCHE BAHN.

Einer der schwierigsten Punkte der Anatomie des Ammonshorns ist der Ursprung und die Endigung seiner exogenen Fasern. Daher wird es Niemanden wundern, wenn wir bei der ausserordentlichen Wichtigkeit dieser Frage für die Klärung der physiologischen Bedeutung des Ammonshorns ihr eine ganz besondere Sorgfalt gewidmet haben. Nachdem ich bald erkannte, dass die bedeutende Ausdehnung dieser Organe und die Menge von weisser Substanz bei den Windungen der Katze, des Hundes und des Menschen ein unüberwindliches Hinderniss für die Bestimmung des Ursprungs der erwähnten exogenen Fasern bilden, habe ich vorwiegend (sowohl mit der Weigert- wie mit der Golgischen Methode) am Kaninchen, Meerschweinchen und an der Maus gearbeitet. Bei letzterer wurden die Präparate am instructivsten, wie die folgenden Figuren beweisen werden.

Bevor ich jedoch in die Darstellung eintrete, ist der gegenwärtige Stand der Frage zu kennzeichnen. Im Allgemeinen nehmen die Autoren an, dass die exogenen Fasern des Ammonshorns und der Fascia dentata aus den Riechganglien hervorgehen; in jene sollen sie mit den Pfeilern des Trigonums gelangen; es sollen ausserdem Verbindungen zwischen dem Gyrus uncinatus und dem Cingulum einerseits und dem Ammonshorn andererseits bestehen. Jedoch sagen sie uns nichts über den Ursprung und die Endigung der Fasern, noch etwas Genaues über den Ort der Verbindungen.

Einige Autoren seien hier citirt:

Kölliker, welcher den Fornix und das Septum pellucidum verschiedener Säugethiere mit Hülfe der Weigertschen Methode untersucht hat, neigt zu der Annahme, dass die secundären Riechcentren (Lobulus pyriformis, Pedunculus des Bulbus, Tuberculum olfactivum, etc.) ihre Axencylinder zum Ammonshorn senden, und zwar auf dem folgenden Wege: zuerst sollen sie die Riechstrahlung des Septum pellucidum (Zuckerkandl's Strahlung) treffen, von hier die weisse Substanz des Gyrus cinguli erreichen, indem die einen quer durch das Corpus callosum, die anderen längs des Kniees desselben verlaufen; alsdann ziehen sie zum Ammonshorn, woselbst sie sich vielleicht in jene centripetalen verzweigten Fasern fortsetzen, welche ich aus dem Alveus hervorgehen sah[36]) und die in dem Stratum radiatum, lacunosum und moleculare des Ammonshorns enden. Genaueres theilt Kölliker über den Eintrittspunkt in letzteres nicht mit[37]). Wir wissen also nicht, ob die Eingangspforte dieser Riech-Bahn das Subiculum oder die Pfeiler des Trigonums sind. Vielleicht diese letzteren, denn nach Kölliker ist die Verbindung zwischen dem Subiculum und dem Ammonshorn nicht centripetal, sondern centrifugal, d. h. dass die im Horn entsprungenen Axencylinder in den Alveus ziehen und, in die Rinde des Subiculums sich erhebend, sich in dieser verzweigen, aus der vielleicht eine neue, im Gyrus hippocampi endende Bahn hervorgeht.

Eine ähnliche Ansicht veröffentlichte Edinger[38]), welcher eine besondere Aufmerksamkeit dem Studium der Riechbahnen der niederen Wirbelthiere widmete. Nach dem Frankfurter Neurologen wird die Olfactorius-Ammonshornbahn dargestellt durch die innere Riechstrahlung, welche schon bei den Reptilien existirt und die er unter dem Namen Tractus cortico-olfactorius septi beschreibt. Diese aufsteigende Riechbahn, bei den Säugethieren von Zuckerkandl beschrieben (Riechbündel des Ammonshorns nennt sie dieser Autor), entspringt in der Marksubstanz des Riechfeldes, besonders an der inneren Fläche des Lappens, zieht dann nach innen und hinten, unter das Knie des Corpus callosum, kreuzt das Septum und erreicht endlich den Septalrand des Fornix, um sich in die Fimbria und das Ammonshorn zu erstrecken. Ein Theil dieser zuführenden Fasern soll sich im Septum kreuzen, die Mehrzahl jedoch eine homo-

laterale Bahn bilden. An anderen Stellen seines Buches erörtert Edinger die Vermuthung, dass die erwähnte Riechstrahlung des Septums seinen Ursprung inmitten des Bulbus olfactivus nimmt, vielleicht in der Rinde desselben.

Das Ammonshorn soll auch Verbindungen mit dem Cingulum haben, jedoch erwähnt er nicht, wie dieselben stattfinden. In Fig. 183 erscheint das Cingulum reproducirt als eine vom Lobulus olfactivus bis in die Nähe des Subiculums sich erstreckende Bahn, während in Fig. 379, woselbst die langen Associationsbündel gezeigt werden, genanntes Bündel bis in die Sphenoidalspitze des Gehirns verlängert erscheint. Man ersieht daraus, dass Edinger zwischen verschiedenen Ansichten hin und her schwankt. Bezüglich des Gyrus fornicatus bezweifelt er, dass er mit dem Ammonshorn in Verbindung steht.

Die Auffassungen von Kölliker und Edinger, theilweise die bereits älteren von Broca, Honegger, Ganser, Zuckerkandl reproducirend, werden von der Mehrzahl der modernen Neurologen, wie Turner, van Gehuchten, Elliot Smith, Löwenthal etc., getheilt.

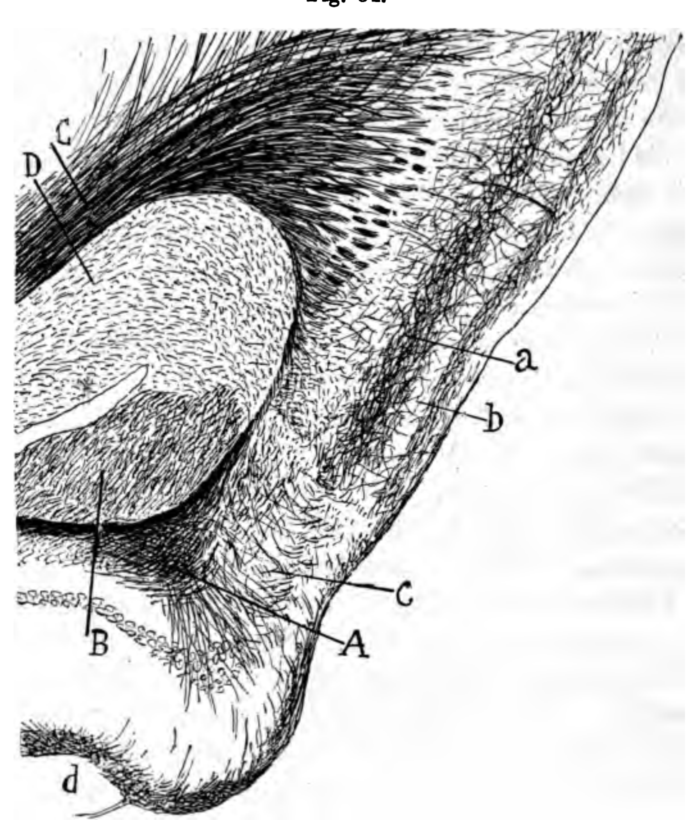
Ich will bald erklären, dass alle die Mühe, welche ich zu dem Zweck aufgewendet habe, bei den kleinen Säugethieren, besonders den makrosmatischen, das Vorhandensein einer quer durch das Septum zu den Pfeilern des Trigonums sich erstreckenden Riechbahn zu bestätigen, vergeblich gewesen sind. Natürlich existirt die Zuckerkandlsche Strahlung, jedoch kommt sie nach meiner Meinung nicht aus der Riechrinde; in Wirklichkeit giebt es in ihr, wie wir später sehen werden[39]), zwei Arten von Bahnen: absteigende, centrifugale, aus dem Gyrus fornicatus und den sogenannten Fornix longus Forels bildend, und aufsteigende, centripetale, anscheinend aus dem Pedunculus cerebri und im Septum verzweigt.

Das Septum empfängt nun positiv eine aus den unteren Gegenden des Gehirns stammende centripetale Strahlung, jedoch enden diese Fasern, deren Olfactorius-Ursprung ich nicht feststellen konnte, in der Wand des Septums, ohne jemals seine Grenzen zu überschreiten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Autoren diese zuführenden Bahnen des Septums in die Zuckerkandlsche Riechstrahlung inbegriffen haben und dass die in ihrem oberen Theile sehr geringe Nähe derselben zu den Pfeilern des

Trigonums (es giebt Stellen, wo beide Faserarten sich vermischen) sie an eine Continuität hat glauben lassen, die nicht existirt.

Dagegen beweisen meine Untersuchungen ohne jeden Zweifel, dass

Fig. 54.



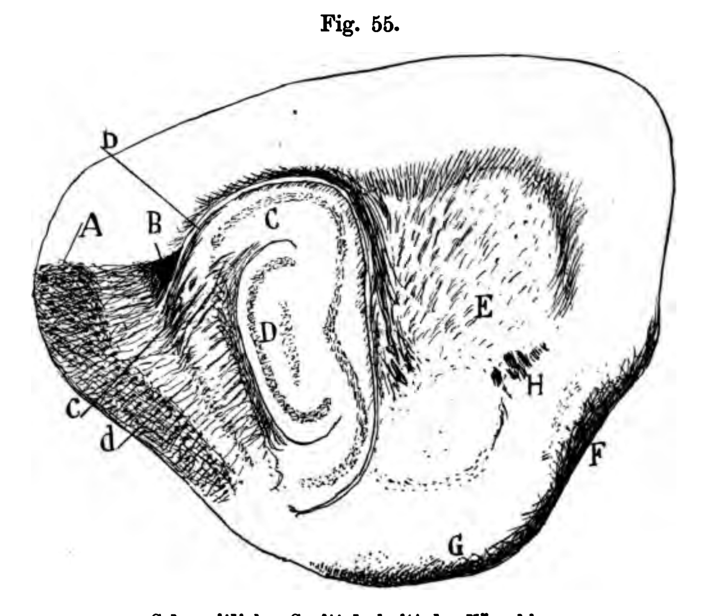
Sagittalschnitt durch das Gehirn des Meerschweinchens.

A, Schnitt der perforirenden, aufsteigenden Spheno - Ammonsbahn; *B*, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; *C*, Cingulum; *D*, Corpus callosum (Weigert-Palsche Methode).

das Ammonshorn und die Fascia dentata Fasern empfangen, welche im Gyrus fornicatus entsprossen sind, ferner solche, die aus dem Indusium und den Striae supracallosae hervorgehen, und vor Allem ein sehr starkes, bei den kleinen Säugethieren in der That colossales System, das aus der spheno-occipitalen oder oberen Riechrinde hervorgeht. Der

Vollständigkeit halber erwähne ich noch die Gruppe von Fasern, welche aus dem Subiculum hervorgehen und in den Alveus des Ammonshorns eintreten. Kurz, in dieses Organ, wie in die Fascia dentata, dringen und hier haben ihr Endziel die spheno-ammonische Bahn, das Cingulum, die Nervi Lancisii und die in den Zellen des Subiculums entsprungene (subiculo-ammonische) Bahn. Man sieht, dass

Fig. 55.



Sehr seitlicher Sagittalschnitt des Mäusehirns.

A, Centrum olfactivum super. oder spheno-occipitale; *B*, spheno-ammonischer oder gekreuzter Strang; *C*, obere Portion des Ammonshorns; *D*, Fascia dentata; *E*, Corpus striatum; *F*, äussere Riechwurzel; *G*, sphenoidale untere Riechrinde; *H*, vordere Commissur; *c*, obere, *d*, untere, perforirende Bündel des Horns; *b*, spheno-alveare Bahn.

alle diese Bahnen in die weisse Substanz des Subiculums und Präsubiculums eintreten, in Centren, welche man als Vorhof der zuführenden Bahnen des Ammonshorns und der Fascia dentata betrachten könnte.

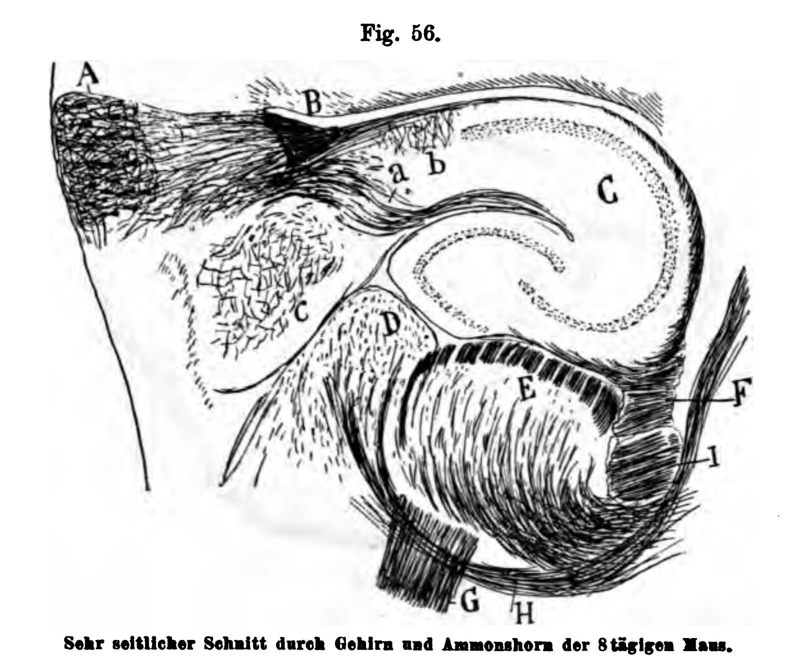
Was das centrifugale System des Ammonshorns anlangt, so ist es nichts Anderes als die Fimbria und ihre Fortsetzung in die Pfeiler des Trigonums und die Strahlung des Tuber cinereum. Der sogen. Fornix longus Forels scheint mit dem Ammonshorn nicht in Verbindung zu stehen; nach allgemeiner Ansicht, die ich bestätigen konnte, geht er aus

dem Gyrus fornicatus und vielleicht auch aus dem Indusium hervor, die Projections- oder Pedunculusbahn der Zellen dieser Centren darstellend.

Spheno-ammonische Bahn.

Im hinteren Rande der spheno-occipitalen Rinde der Maus, des Kaninchens und des Meerschweinchens unmittelbar unterhalb jener Concavität, welche die Höhe dieses Randes zur Beherbergung des vorderen Vier-

Fig. 56.



Sehr seitlicher Schnitt durch Gehirn und Ammonshorn der 8 tägigen Maus.

A, seitlicher Rand und oberes Ende des Centrum spheno-occipitale; *B*, gekreuzter Strang; *C*, Ammonshorn; *D*, Corpus geniculatum internum; *E*, externum; *a*, aufsteigende, perforirende spheno-ammonische Bahn.

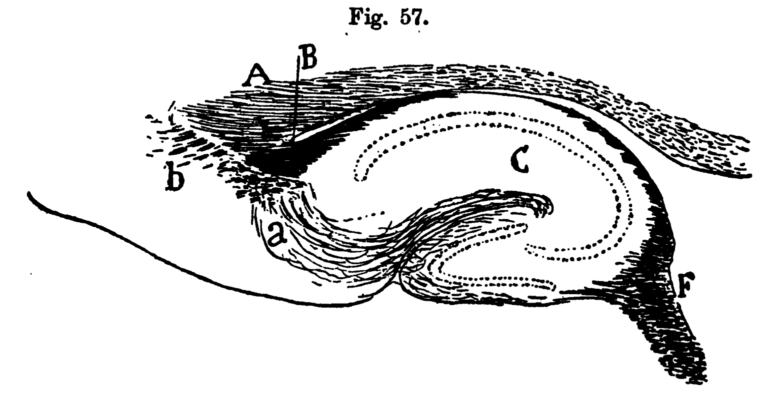
hügels bietet, liegt ein von dem Rest der Gehirnrinde völlig abgegrenzter Nervenherd, welcher sich von dieser namentlich in Golgipräparaten (Fig. 55, *A*) durch einen sehr dichten, in den mittleren und oberflächlichen Schichten gelegenen Nervenplexus unterscheidet.

Um Irrthümer zu vermeiden und in Hinsicht auf seine Lage in dem Winkel, welcher gebildet wird durch den hinteren Rand des Lobulus soccipitalis bei seinem Uebergang in den sphenoidalen, wollen wir diese

Ganglion als Centrum angulare oder spheno-occipitale*) bezeichnen. Die Nisslsche Methode fördert in diesem Rindentheil eine Textur zu Tage, welche viel complicirter ist als die der übrigen Gehirngegenden, da ausser den vier classischen Schichten eine neue tiefe, von Körnern und eine andere, oberflächliche, von Sternzellen gebildete sich zeigen. Die Details der Structur dieses Herdes und die Erörterung über seine Beschaffenheit finden sich in einem anderen Capitel.

Hier kommt es darauf an, daran zu erinnern, dass aus den grossen und mittelgrossen Pyramiden und den Sternzellen dieses

Fig. 57.



Ein anderer, mehr innerer Schnitt durch das Ammonshorn und den Winkelstrang.

A, Corpus callosum; *B*, Winkelstrang; *C*, Ammonshorn; *F*, Fimbria; *a*, obere, perforirende spheno-ammonische Fasern.

Herdes eine beträchtliche Associationsbahn hervorgeht, die nach dem Ammonshorn gerichtet ist. Dieselbe ist nichts Anderes als jener in der weissen Substanz des Subiculums gelegene Strang, aus dessen oberflächlichem Theil, wie viele Autoren beobachtet haben, radiäre aufsteigende Bündel hervorgehen. Dieselben kreuzen den dem Ammonshorn nächsten Theil des Subiculums und erreichen die Molecularschicht desselben (Stratum lacunosum und moleculare), um hier sich zu verzweigen und zu enden (Fig. 54, *A*). Jedoch enthält die weisse subiculare und präsubiculare Substanz ausserdem, wie ich schon früher auseinandersetzte, eine andere,

---

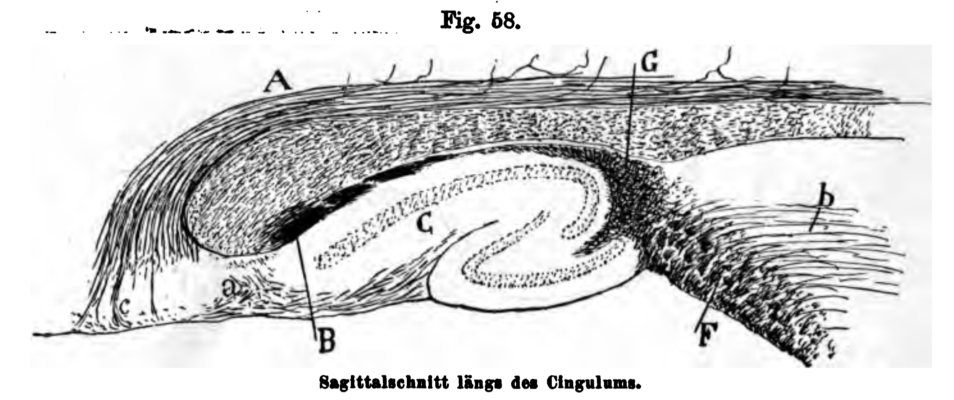
*) Im Original am Ende der Abhandlung, in dieser Übersetzung bereits im Kap. V beschrieben.

über und hinter der vorstehenden befindliche Bahn (Fig. 54, *C*); dies ist die Bahn des Cingulums, von der später die Rede sein wird.

Die grosse spheno-ammonische Bahn besteht aus drei Strängen: dem Winkel- oder gekreuzten Strang (Winkelstrang genannt, weil er im Grunde der Subicularfalte liegt), den perforirenden oder directen spheno-ammonischen Bündeln und der spheno-alvearen Bahn.

Winkelstrang oder gekreuzte spheno-ammonische Bahn. — Wenn man Sagittalschnitte des Gehirns eines kleinen Säugethiers untersucht, nach vorheriger Weigertscher oder Golgischer Färbung,

Fig. 58.



Sagittalschnitt längs des Cingulums.

A, Cingulum; *B*, Winkel- oder gekreuzter Strang; *C*, Ammonshorn.

so erscheint in der weissen Substanz des Subiculums, unter der seitlichen Verlängerung des Knies des Corpus callosum und oberhalb des Ammonshorns ein sehr starker, deutlich abgegrenzter Strang mit dreieckigem Durchschnitt, dessen Fasern sich von denen des Balkens durch grössere Dicke und von denen des Cingulums und den perforirenden spheno-ammonischen durch grössere Zartheit abheben (Fig. 54, *B*).

Dieser Strang verläuft in transversaler Richtung und etwas schräg von unten nach oben, von der Hirnrinde des spheno-occipitalen Randes bis zur Mittellinie, in der er sich nach unten vom Splenium des Corpus callosum, oberhalb des Endtheils des Ammonshorns findet, und endlich einen Theil, wenn nicht das Ganze dessen bildet, was Ganser und Kölliker Psalterium dorsale genannt haben. Die Bestimmung des Ursprungs und Verlaufs einer so wichtigen Bahn ist bei Sagittalschnitten durch das

Gehirn einer wenige Tage alten Maus sehr leicht. Wie in den Fig. 55 und 56 zu sehen, welche einen sehr seitlichen Schnitt darstellen, sind die Fasern dieses Stranges die Fortsetzung der Axencylinder des oberen Endes des Centrum spheno-occipitale (*B*). Diese Stelle des Ganglions besitzt eine feinere und gedrängtere Structur, als die der übrigen Rinde ist; es gehen sehr zahlreiche Axencylinder aus ihr hervor, welche zuerst in gerader Linie nach vorn ziehen und, in der Nähe des Ventrikelwinkels angekommen, sich spalten und nach innen und oben wenden. Infolge dieses Wechsels der Richtung zeigen die Sagittalschnitte diese Fasern quer oder schräg geschnitten. Die Fortsetzung der erwähnten Axencylinder in die Fasern des spheno-ammonischen oder Winkelstrangs vollzieht sich gewöhnlich durch einfaches Umbiegen; nicht selten jedoch trifft man die Spaltung in zwei Aeste: einen dicken, welcher den erwähnten Strang bildet, und einen nach aussen gerichteten, der vielleicht bestimmt ist, das Corpus striatum zu erreichen und sich in den Stabkranz zu begeben. Diese Bifurcationen treten besser in Horizontal- als in Sagittalschnitten zu Tage, bei denen naturgemäss beide Aeste sich als Punkte zeigen und nicht weiter verfolgt werden können.

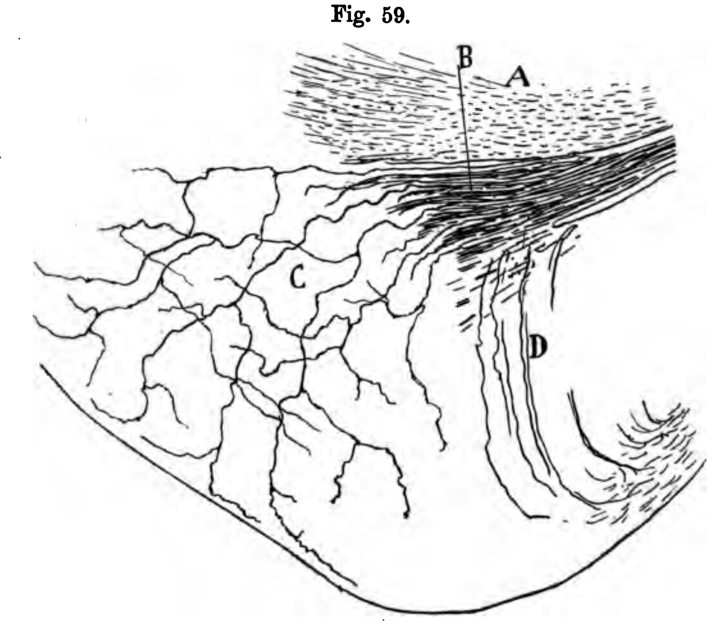
Wenn die Sagittalschnitte mehr nach innen liegen (Fig. 57, *B*), so ist das spheno-occipitale Ganglion schon verschwunden, und die gekreuzte spheno-ammonische Bahn bildet ein Bündel von dreieckigem Durchschnitt, das sich in den Ventrikelwinkel fortsetzt, unter dem es ein wenig nach vorn zieht, die äussere Ependymwand gänzlich verlassend und die tiefe Grenze des Subiculums und einen Theil des Alveus bedeckend. Je näher der Mittellinie, desto mehr verlängert sich das von dem genannten Strange gebildete Dreieck und desto mehr Terrain gewinnen seine Fasern oberhalb des Alveus (Fig. 58, *B*).

In Schnitten schliesslich, welche durch die Mittellinie oder in deren Nähe verlaufen, zeigt sich der Strang von unten nach oben abgeplattet, an das Corpus callosum angeheftet, von dem er durch einige Fasern des Fornix longus Forels getrennt ist, und unten über einen grossen Theil des Alveus oder die obere Grenze des in diesem Theile rudimentären Ammonshorns sich erstreckend. Oft erscheinen die erwähnten Winkelfasern zu separaten Bündeln (Fig. 60, *B*) angeordnet, welche sich in dünner Schicht schräg von hinten nach vorn und von oben nach unten

ausdehnen und vermöge deren das Splenium des Corpus callosum sich mit den höheren, aus der Basis der Fimbria stammenden Commissuralfasern verbindet.

Diesen mittleren Zug der gekreuzten spheno-ammonischen Bahn beobachtet man auch deutlich in Frontalschnitten des Gehirns, welche durch das Splenium des Corpus callosum gehen. Es zeigt sich hier die erwähnte Bahn als ein queres Band weisser Substanz, vom Corpus cal-

Fig. 59.



Sagittalschnitt durch das Subiculum und Präsubiculum der viertägigen Maus.

A, Corpus callosum; *B*, Winkelstrang; *C*, Focus praecommissuralis; *D*. perforirende spheno-ammonische Bündel.

losum durch den Fornix longus getrennt und zwischen den beiden Subicula oberhalb des oberen Endes der beiden Ammonshörner ausgestreckt. In ihrem queren und centralen Verlauf scheinen diese gekreuzten Fasern die Ebene nicht zu wechseln, noch Collateralen abzugeben; nur selten beobachtete ich ein absteigendes Aestchen, welches zu Fasern gehören dürfte, die mit spheno-ammonischer Leitung nichts zu thun haben.

Seitliches Ende des Winkel- oder gekreuzten spheno-ammonischen Strangs. In der Höhe des Ganglion praesubiculare

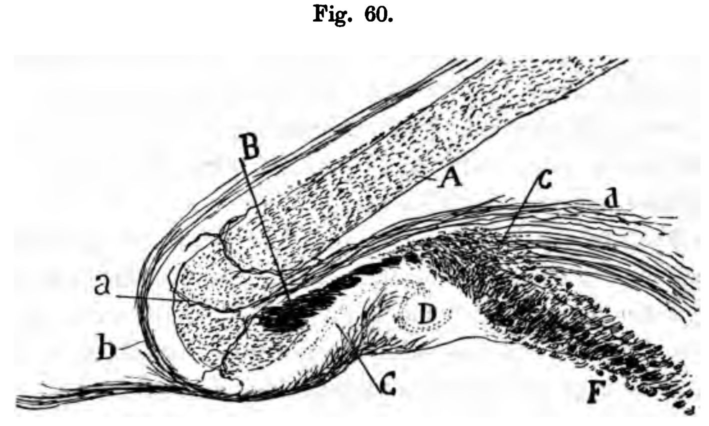
angelangt, und besonders in den hinteren und unteren Theilen desselben, entsendet derselbe einige starke Markfasern, bald terminale, bald collaterale, die in die Rinde dieses Herdes eintreten und zwischen den Zellen jene dichte complicirte Verzweigung erzeugen, von der schon gesprochen wurde (Fig. 59, *C*). Diese Endbahnen, nur einen Theil der Winkelbahn darstellend, scheinen in der Mehrzahl oder ausschliesslich aus der Mittellinie zu kommen. Und wie die erwähnte Bahn auch Axencylinder empfängt, welche aus den Pyramidenzellen des Präsubiculums entspringen und welche zum grossen Theil nach innen ziehen, wie in Fig. 63, *a* zu sehen, so wäre es nicht sonderbar, wenn die genannten in der Präsubicularrinde verzweigten Fasern Axencylinder repräsentiren möchten, die aus dem gleichnamigen Herd der anderen Seite entstammen. Gleichwohl ist es nicht möglich, eine Betheiligung von aus dem Centrum spheno-occipitale entsprungenen Fasern bei dem Plexus der präsubicularen Rinde absolut auszuschliessen.

Die Thatsache jedenfalls, dass von dem Winkelstrang Bahnen sich abzweigen, die in dem Präsubiculum enden, beweist, dass dieses System wenigstens ein doppeltes ist, indem es gekreuzte Fasern enthält, die sowohl vom Centrum spheno-occipitale wie vom Präsubiculum kommen. Nur die Benutzung der anatomisch-pathologischen Methoden, etwa der Marchischen, könnte endgültig entscheiden, ob beide Contingente ausschliesslich Commissuralfasern repräsentiren oder gekreuzte Associationsbahnen, welche sich von dem Ganglion spheno-occipitale der einen Seite zu dem Präsubiculum der anderen erstrecken.

Giebt die erwähnte Commissura spheno-ammonica Fasern an das Ammonshorn der entgegengesetzten Seite ab? Trotzdem ich auf den Verlauf der Fasern dieses Strangs besonders Acht gegeben habe, kann ich über die Einzelheiten nichts Sicheres angeben. In verschiedenen Präparaten beobachtete ich, dass, nachdem diese Bahn die Mittellinie passiert hat und im Subiculum der entgegengesetzten Seite angelangt ist, sich Collateralen und Endfasern mit perforirendem Verlauf abzweigen, welche die plexiforme Schicht erreichen und in das Ammonshorn eintreten; jedoch nehmen diese Fasern ihren Ursprung in unteren und plexiformen Schichten des Strangs, in welchen sich die sphenoammonischen, oberen perforirenden Fasern mit denen des Cingulums

vermischen. Es dürfte daher nicht möglich sein, zu sagen, ob diese Leiter in ihrer Gesammtheit aus dem Cingulum kommen, oder ob ein Theil von ihnen auch aus dem Winkelstrang der entgegengesetzten Seite stammt. Jedenfalls verhehle ich nicht, dass die letzte Ansicht mir als die plausiblere und natürlichere erscheint. Wenn eine solche Vermuthung durch die Beobachtung definitiv bestätigt werden sollte, so könnte ein gut Theil des Winkelstrangs als gekreuzte Bahn zwischen dem Ganglion spheno-occipitale der einen Seite und dem Ammonshorn der entgegen-

Fig. 60.



Sagittalschnitt nächst der Mittellinie.

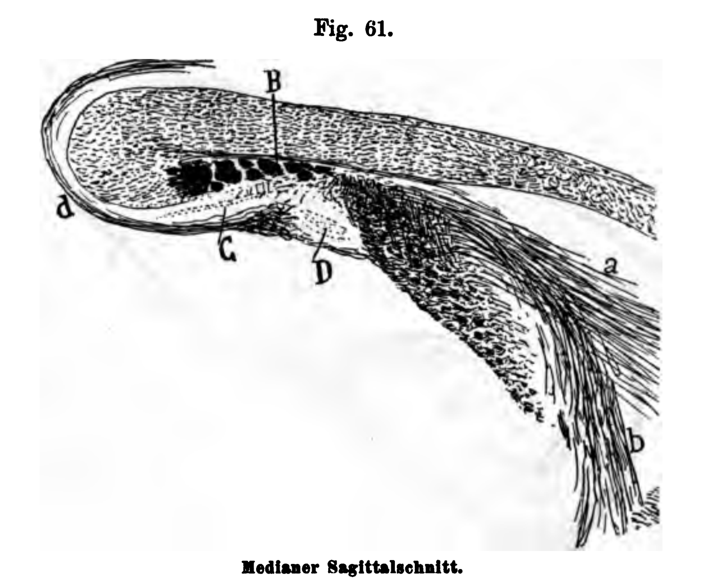
A, Corpus callosum; *B*, Psalterium dorsale; *b*, Nervi Lancisii; *C*, Ammonshorn; *D*, Fascia dentata.

gesetzten betrachtet werden, im Gegensatz zu den direkten spheno-ammonischen Bahnen, von denen wir bald sprechen werden.

Es sei endlich, um die Untersuchung dieses gekreuzten Stranges zu beschliessen, hinzugefügt, dass in seinem Beginn, im Ganglion spheno-occipitale, immer, wie später zu beschreiben sein wird, centripetale Fasern zu treffen sind, d. h. solche, die im intermediären Nervenplexus dieses centralen Herdes verzweigt sind. Diese nicht sehr zahlreichen Bahnen haben, nach unseren Präparaten zu urtheilen, ihr Ende in dem oberen Zellconglomerat des Ganglion spheno-occipitale, eine Stelle, aus der auch die Mehrzahl der centrifugalen oder die gekreuzte spheno-ammonische Bahn bildenden Fasern hervorgeht.

Alles in Allem: aus der Zusammenfassung meiner Beobachtungen über das Ziel der Fasern der Winkel- oder gekreuzten Bahn ergiebt sich als wahrscheinlich, dass dieser wichtige Querstrang aus wenigstens drei Arten von Bahnen besteht: Commissuralfasern des Präsubiculums, Commissuralfasern des Ganglion spheno-occipitale und gekreuzten spheno-ammonischen Fasern. Es ist klar, dass nach dem gegenwärtigen Stand

Fig. 61.



Medianer Sagittalschnitt.

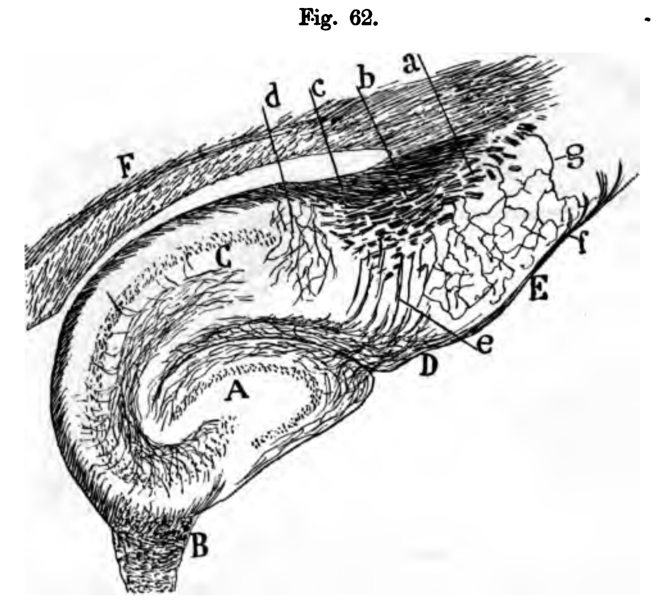
B, gekreuzte spheno-ammonische Bahn; *C*, Rest des Ammonshorns; *D*, Rest der Fascia dentata; *d*, Striae internae supracallosae und Fasciola cinerea.

unseres Wissens weder die quantitative Betheiligung derselben, noch der Ort, welchen sie im Querschnitt des grossen Winkelstrangs einnehmen, sich genau bestimmen lässt.

Die beschriebene spheno-ammonische gekreuzte Bahn ist nichts Anderes als das Psalterium dorsale Gansers und Köllikers, eine bei den Nagethieren hoch entwickelte quere Bahn, welche fast alle Autoren für eine interammonische Commissur halten. In Wirklichkeit sendet das Ammonshorn und wahrscheinlich auch das Subiculum seine Commissuralfasern zu der Fimbria und dem suprafimbrialen Strang der Mittellinie (siehe später), dem allgemeinen Endziel auch der Projectionsbahnen

dieser Centren. Ueberdies, dass das Psalterium dorsale (meine Winkel- oder gekreuzte spheno-ammonische Bahn) mit der Fimbria und dem extraventriculären Alveus nichts zu thun und mit dem Ammonshorn wenige oder schwache Verbindungen hat, ist eine von einigen Autoren ausgesprochene Behauptung, worunter wir Honegger[40]) citiren müssen, nach welchem eine Verbindung zwischen genanntem, unter dem Bal-

Fig. 62.



Sagittalschnitt durch den oberen Theil des Ammonshorns.

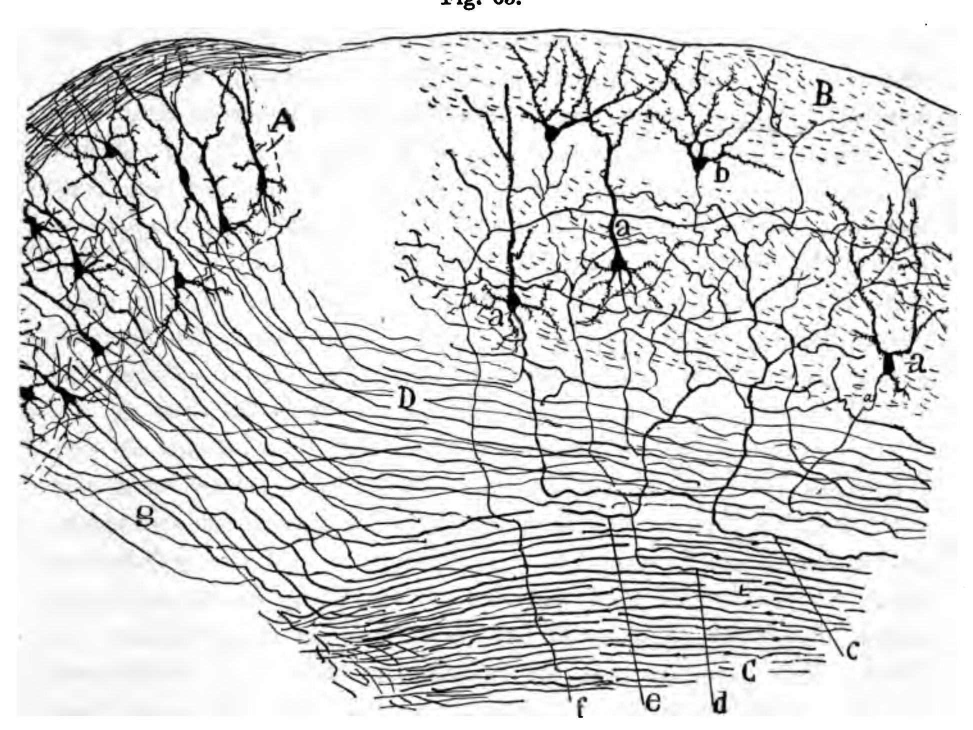
A, Fascia dentata; *B*, Fimbria; *C*, Ammonshorn; *D*, Subiculum; *E*, Präsubiculum; *a*, aufsteigende, schwache Bündel unter dem Präsubiculum; *b*, gleichartige Bündel unter dem Subiculum; *e*, perforirende spheno-ammonische Bündel des Subiculums; *c*, Winkel- oder gekreuzter Strang; *d*, Collateralen der spheno-alvearen Bahn; *g*, Endfasern im Präsubiculum.

ken befindlichen Commissuralstrang und der oberflächlichen weissen Lamelle des Subiculums existirt. Déjerine[41]) tritt dieser Ansicht bei, versichert jedoch, dass (was wir wenigstens bei kleinen Säugethieren für zweifelhaft halten) diese Bahn ebenfalls Fasern des Cingulums und des intraventriculären Alveus empfängt. Nach diesem Autor soll das Psalterium dorsale nicht nur eine Commissur zwischen den Ammonshörnern darstellen, sondern auch eine gekreuzte Associationsbahn

zwischen dem Gyrus fornicatus und dem Ammonshorn der entgegengesetzten Seite.

System der perforirenden spheno-ammonischen Fasern. — Beim Subiculum habe ich schon das Vorhandensein von Faserbündeln

Fig. 63.



Horizontaler, quer von innen nach aussen gerichteter Schnitt durch den hinteren Theil der spheno-occipitalen Rinde der zwölftägigen Maus.

A, oberes Stück des spheno-occipitalen Ganglions; *B*, präsubiculares Ganglion; *C*, Winkel- oder gekreuzter Strang; *D*, Bündel, welche die aufsteigende, perforirende spheno-ammonische Bahn bilden.

erwähnt, welche, aus der weissen Substanz stammend, die graue Rinde bis zur plexiformen Schicht des genannten Centrums und des Ammonshorns durchsetzen. Hier will ich einige Details über Ursprung und Ende dieser Bahnen hinzufügen.

Die Sagittalschnitte sind für das Studium des Ursprungs der perforirenden Fasern wenig geeignet. Jedoch bestätigen sich in ihnen,

namentlich wenn sie sehr seitlich liegen und das Ganglion spheno-occipitale oder seine Nachbarschaft umfassen, zwei wichtige Thatsachen, nämlich: 1. dass diese Fasern nicht aus dem Winkel- oder gekreuzten Strang hervorgehen, sondern direct aus der Rinde des gleichseitigen Ganglion spheno-occipitale und aus den mittleren und unteren Theilen desselben; 2. dass die perforirenden Fasern sich durch ihre Lage und Richtung unterscheiden in obere oder aufsteigende, welche das obere Segment des Ammonshorns (oberer bogenförmiger Theil desselben), und untere, schräge oder quere, welche den unteren Theil dieses Centrums innerviren.

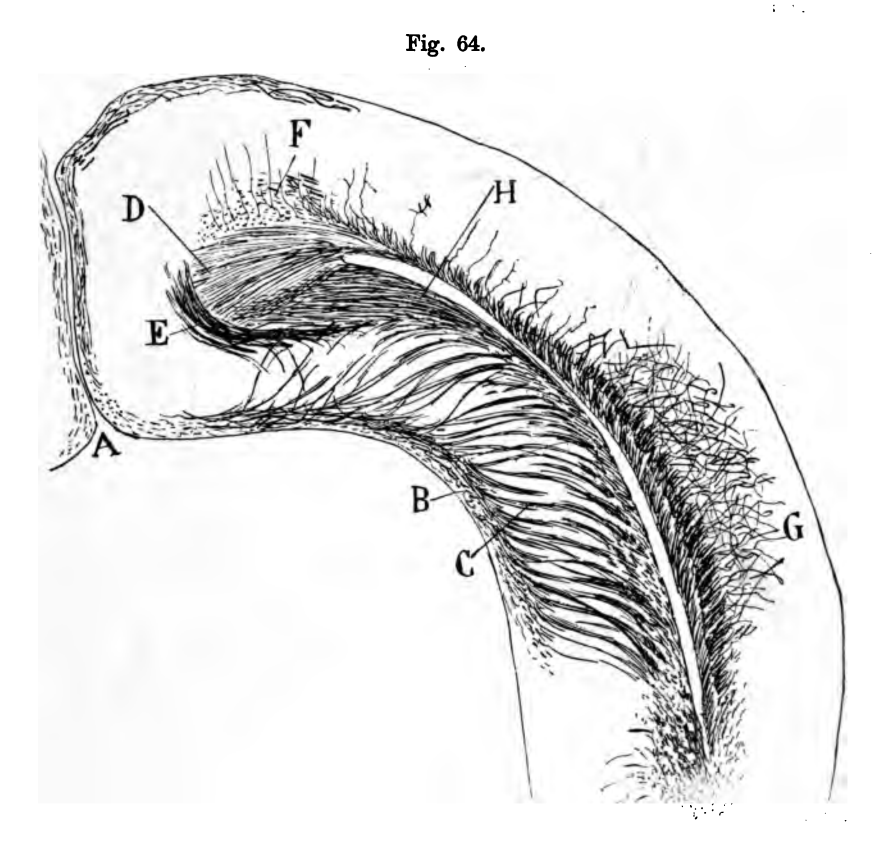
Obere perforirende Bündel. — Wie aus Fig. 66, *F* ersichtlich, sendet der obere Theil des spheno-occipitalen Ganglion zum Ammonshorn, ausser der Commissural- oder Winkelbahn, eine Gruppe von starken, lockeren, plexiformen Bündeln, welche sich in die weisse Substanz des Subiculums, hinter der erwähnten Bahn und in einer etwas oberflächlicheren Ebene als diese (Fig. 63, *D*), begeben. Die Sagittalschnitte zeigen diese Bündel quergeschnitten (Fig. 62 *b*), während die zum Horn parallelen sie der Länge nach beobachten lassen (Fig. 64, *C*).

Je näher die Sagittalschnitte der Mittellinie, desto ärmer an perforirenden Fasern erscheinen sie; dieselben fehlen in der medianen oder commissuralen Portion vollständig oder sind nur spurenweise vorhanden. In Fig. 62, *b* sind diese Fasern so dargestellt, wie sie sich in Schnitten durch die mittlere Gegend und den oberen Theil des Ammonshorns zeigen, eine Stelle, an der auch der obere Theil des Präsubiculums sich findet. Man bemerkt, dass die Schicht der dicken oder plexiformen Fasern, welche von hinten die grosse Winkelbahn begrenzt, einen Flügel unter dem Subiculum, einen anderen unter dem Präsubiculum besitzt. Aus dem letzteren gehen zum Theil (die anderen entspringen aus dem grossen Commissuralbündel) Endfasern hervor, welche in Fig. 62, *g*, weil der Maus von wenigen Tagen entsprechend, verhältnissmässig zart erscheinen, während aus dem subicularen Flügel zahlreiche perforirende Bündel treten (*e*).

Die Herkunft genannter perforirender Fasern lässt sich in Sagittalschnitten schwer feststellen. Auch in mehr seitlichen, den einzigen, bei denen man dem Ziel näher kommen kann, erscheinen die Bündel mehr oder weniger schräg unter dem Ventrikelwinkel geschnitten,

und ihr Eintritt in den Sphenooccipitalherd, wegen des grossen Umfangs des Strangs im Allgemeinen deutlich erkennbar, ist es nicht bei jeder einzelnen Faser. In vollständig horizontalen Schnitten sind die Schwierigkeiten geringer, und es zeigt sich mit Bestimmtheit, dass die perforirenden Bündel aus einem Strang schräger oder längsgerichteter Fasern hervorgehen, die nahe dem Ventrikelwinkel liegen, einem Strang, zu welchem sich von aussen her eine enorme Menge horizontaler, aus den Pyramiden des Ganglion spheno-occipitale stammender Axencylinder erstreckt. Bezüglich ihrer Deutlichkeit lassen diese Schnitte, namentlich

Fig. 64.

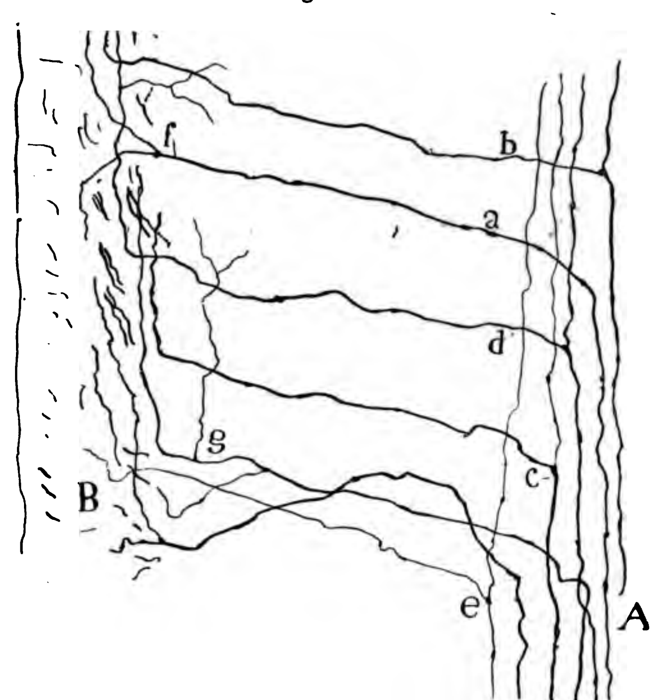


Längsschnitt durch den oberen Theil des Subiculums.

A, Fissura interhemisphaerica; *B*, Subiculum; *C*, perforirende obere spheno-ammonische Bündel; *D*, Corpus callosum; *E*, Cingulum; *H*, Winkel- oder gekreuzter Strang.

wenn, wie es häufig vorkommt, die spheno-ammonischen Bahnen die einzigen gefärbten sind, etwas zu wünschen übrig, weil wegen ihres schrägen Verlaufs es nicht möglich ist, die Axencylinder, jeden für sich, vom Ganglion spheno-occipitale bis zur Molecularschicht des Subiculums zu verfolgen; immer wird man sie an irgend einem Punkte ihres ex-

Fig. 65.



Details der perforirenden, oberen spheno-ammonischen Bahn, die in Fig. 64 dargestellt ist.

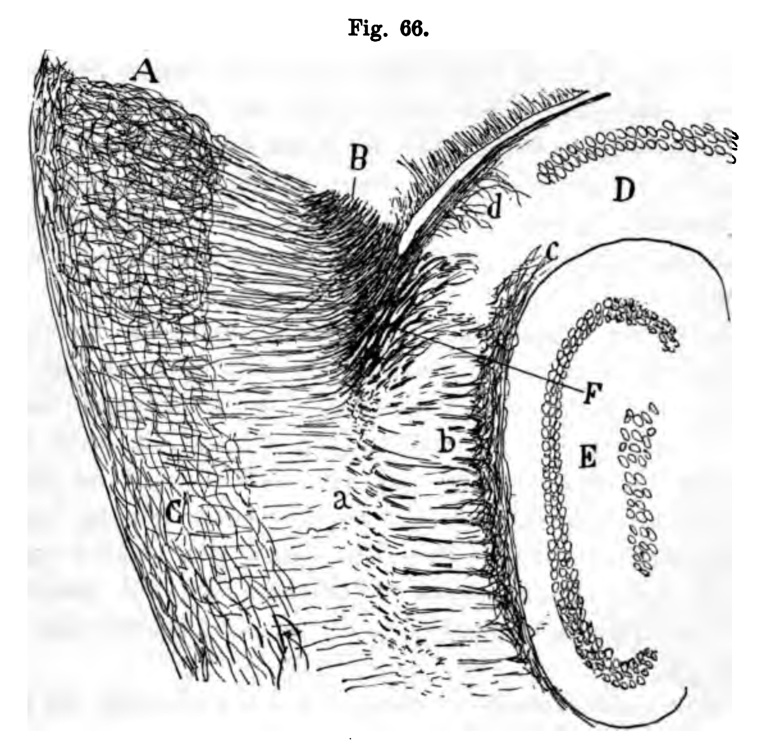
A, aufsteigende Fasern der weissen Substanz des Subiculums; *B*, Molecularschicht des Subiculums *a*, *b*, *c*, *e*, perforirende Collateral- und Endfasern.

tracorticalen Verlaufs, besonders im Niveau der weissen Substanz des Subiculums und seiner tiefen Schichten, durchschnitten finden.

Glücklicher Weise gelingt die individuelle Verfolgung der Fasern, was wohl eine Gewähr gegen jeden Irrthum bietet, in Schnitten, die nicht genau horizontal, sondern etwas schräg seitlich gerichtet sind, sodass sie in einer Hemisphäre über das Corpus callosum ziehen und in

der anderen das obere Ende des Ganglion spheno-occipitale, die Commissuralbahn und das Präsubiculum einnehmen. Wie man in Fig. 63, *A* sieht, gehen aus dem oberen Theil des Ganglion spheno-occipitale zwei Schichten von Fasern hervor: eine tiefe, compacte, in den Winkelstrang

Fig. 66.



Weit seitlich gelegener Schnitt durch das spheno-ammonische Centrum und das Ammonshorn ähnlich dem in Fig. 55, jedoch stärker vergrössert.

A, oberer Theil dieses Centrums; *F*, spheno-ammonische, perforirende, innerhalb des Subiculums gelegene Bündel; *a*, *b*, perforirende untere Bündel; *E*, Fascia dentata; *B*, Winkelstrang.

sich fortsetzend (*C*), und eine oberflächliche, lockere, deren Fasern sich in verschiedenen Höhen spalten, um zu den tiefen Schichten des Subiculum zu gelangen und sich in perforirende Fasern umzuwandeln (*D*). Dieselbe Figur zeigt überdies, dass die Mehrzahl der erwähnten Fasern direct aus den mittelgrossen und grossen Pyramiden hervorgehen, indem sie Endfasern, d. h. in den Axencylinder dieser Zellen sich fortsetzende

Fasern darstellen; es giebt jedoch spheno-ammonische Fasern, welche, in der Nähe des Ependyms angelangt, sich in einen vorderen Ast spalten, der sich in der weissen Substanz der Hemisphäre verliert und in der Richtung nach dem Corpus striatum zu ziehen scheint, und in einen inneren, gewöhnlich dickeren, der für die perforirenden Bündel des Subiculums bestimmt ist.

Der schräge Verlauf dieser Bündel durch die weisse Substanz des Subiculums und seiner Rinde tritt in Fig. 64, *C* deutlich zu Tage; dieselbe reproducirt einen zur Axe des Ammonshorns parallelen Frontalschnitt. Hier bemerkt man den ausserordentlichen Fibrillenreichthum des perforirenden Systems, dessen Bündel sich in der Molecularschicht des Subiculums, bis zum oberen Endtheil desselben gelangend, zu Gruppen ordnen.

In ihrem längs gerichteten Verlauf durch die weisse Substanz des Subiculums senden die perforirenden Fasern dann und wann Collateralen aus, welche wie die Endzweige quer durch die Subicularrinde verlaufen und die plexiforme Schicht erreichen. In Fig. 65, *A* zeige ich die Einzelheiten dieser Anordnung und die gewöhnliche Form der Verzweigungen, unter denen diejenige gewisser dicker Fasern besondere Aufmerksamkeit erfordert. Dieselben theilen sich nämlich in einen dicken Endast, der alsbald zu einem perforirenden wird, und einen dünnen, der noch eine Strecke longitudinal zieht, um ebenfalls auf diese Weise zu enden (*c*).

Untere perforirende Fasern. — Aus den mittleren und unteren Partien des Ganglion spheno-occipitale geht eine grosse Zahl von Bündeln hervor, die weniger stark sind, als die oberen perforirenden, zu vertikalen Reihen angeordnet und für das untere Segment des Ammonshorns bestimmt. Diese Bündel findet man leicht in weit seitlichen Sagittalschnitten (Fig. 66, *a*); es zeigt sich, dass sie erst zu dem Ventrikelwinkel ziehen, sich dort spalten und einen queren Verlauf nehmen (weshalb sie in diesen Schnitten quergeschnitten erscheinen), um endlich, horizontal oder schräg gerichtet, in die Subicularrinde und das Ammonshorn einzutreten.

Die eingehendere Verfolgung dieser perforirenden Axencylinder gelingt vollständig in den Horizontalschnitten, welche ausser dem unteren

Segment des Ammonshorns die ventralen Theile des Ganglion spheno-occipitale umfassen.

Wie man in Fig. 67, *B* beobachtet, concentriren sich diese Axen-

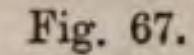
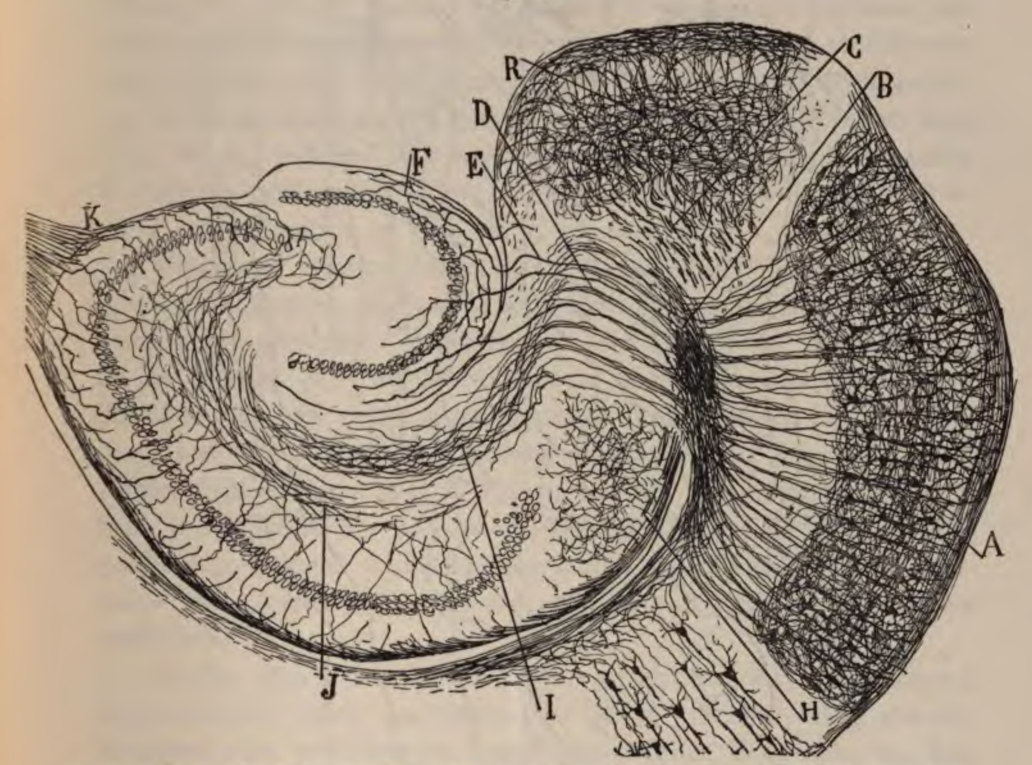


Fig. 67.



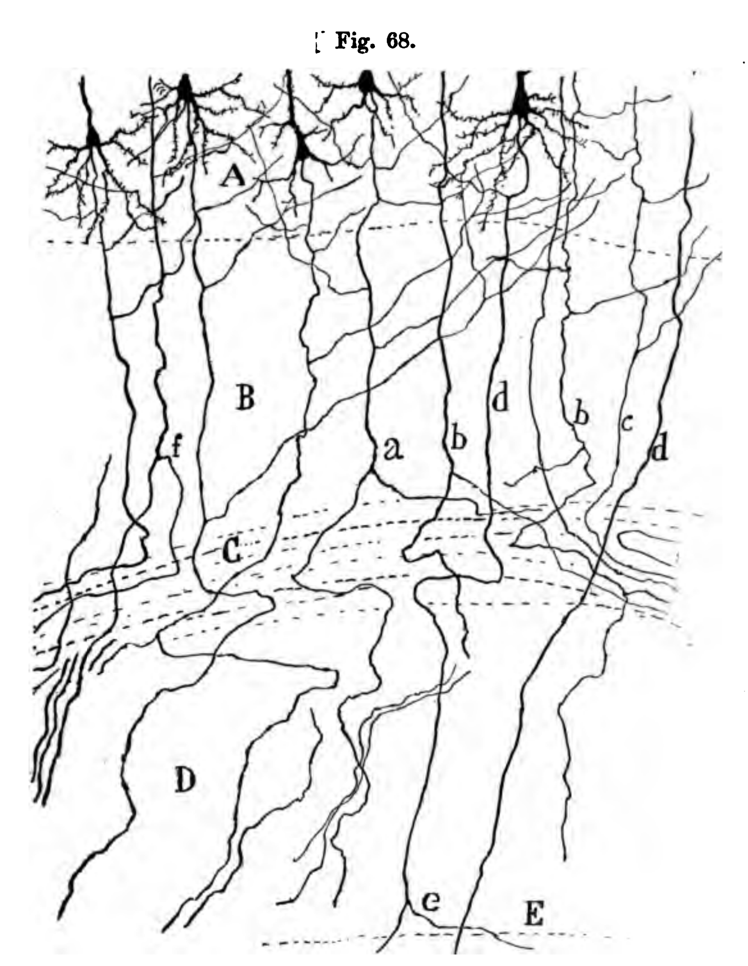
Horizontalschnitt durch das Ganglion spheno-occipitale und das Ammonshorn unmittelbar unter der Ebene des Winkelstrangs.

A, Ganglion spheno-occipitale; *B*, Stelle, wo die spheno-ammonischen perforirenden, unteren Bündel zusammenlaufen; *D*, perforirende Fasern; *E*, Fasern, welche für die Fascia dentata bestimmt sind; *H*, alveare spheno-ammonische Bahn und Plexus, welchen sie im Subiculum erzeugt; *I*, Vertheilung der perforirenden Fasern in der Zona lacunosa des Ammonshorns; *J*, Plexus von Collateralen des letzteren.

cylinder, in der Mehrzahl aus den mittelgrossen und grossen Pyramiden der spheno-occipitalen Rinde hervorgegangen, bevor sie das Subiculum erreichen, zu einer weissen subventricularen Lamelle, welche quer bis an den Rand des Scheitels des Subicularwinkels zieht; hier spaltet sich

dieser Faserzug nach einer Verdichtung in eine Gruppe divergirender Bündel, die sich über ein ziemlich ausgedehntes Gebiet des Subiculums

Fig. 68.



Einzelheiten des Ursprungs und Eintritts der Fasern des Ganglion spheno-occipitale in das Subiculum.

A, Schicht der grossen Pyramiden desselben; *B*, Schicht der Körner; *C*, Schicht der subsubiculären weissen Substanz; *D*, Subiculum; *g*, Ventrikelwinkel; *a*, *b*, gespaltene Fasern; *d*, dicke nicht gespaltene Fasern.

vertheilen und, fast horizontal die Rinde desselben kreuzend, sich in die plexiforme Schicht und das Ammonshorn begeben.

Die Einzelheiten über den Ursprung und Anfangsverlauf dieser Fasern ergeben sich aus Fig. 68, *a*, *b*, *d*. Unter allen haben die dicken Fasern den weniger complicirten Verlauf; sie ziehen fast direct von dem Ganglion spheno-ammonicum zur Rinde des Subiculums, ohne sich zu verzweigen (*d*). Andere spalten sich im Bereich der weissen Substanz und bilden eine directe perforirende Faser und eine, welche sich eine Strecke lang im tangentialen Sinne fortsetzt (*a*). Endlich giebt es auch solche, von deren Aesten einer zur spheno-ammonischen Bahn des Alveus zieht (Fig. 68, *b*), während der andere nach einem variablen tangentialen Verlauf ein perforirender bleibt. Die Bifurcation selbst kann auch vorzeitig stattfinden, wie in Fig. 68, *f*, zu sehen ist.

Endigung der perforirenden Fasern. — Wo sie auch herstammen mögen, sei es, dass sie collaterale oder terminale, perforirende, aufsteigende oder untere darstellen, die Art und Weise der Endigung ist die gleiche. Bei der ersten Schicht angelangt, ändern sie brüsk ihre Richtung und ziehen sämmtlich nach dem Endtheil des Ammonshorns und daher in querer Richtung zu diesem und dem Subiculum. Infolge dieses Bogens zeigt in Frontalschnitten die genannte plexiforme Schicht des Subiculums und Ammonshorns die Fasern quer oder schräg geschnitten, während sie in Sagittalschnitten des Gehirns, die fast transversal zum Ammonshorn verlaufen, schräg und sogar quergeschnitten erscheinen.

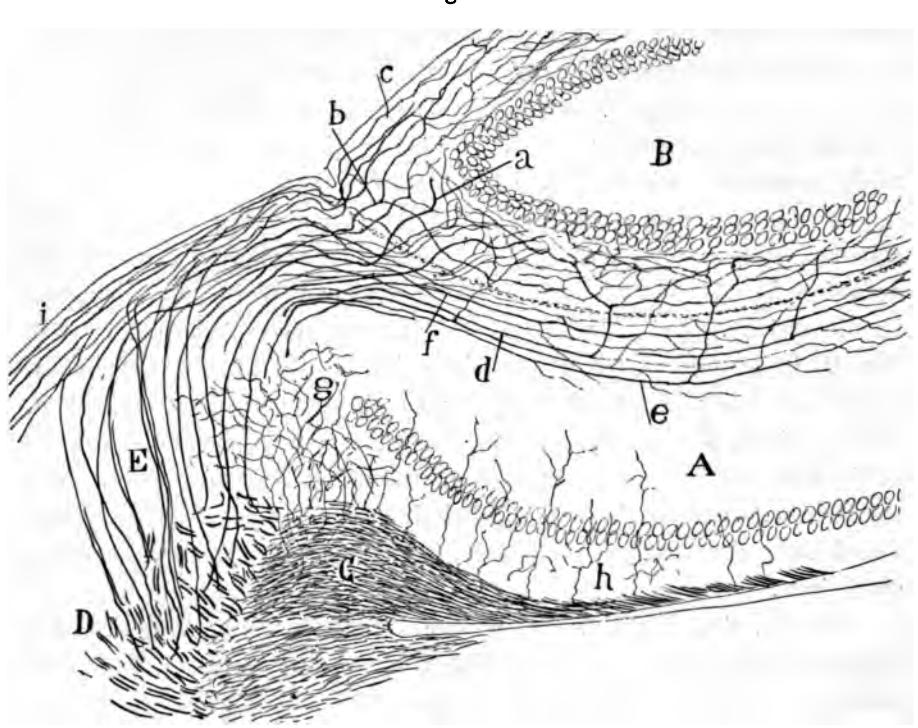
In Fig. 69, *E* und 70 *a*, welche in verschiedener Vergrösserung Sagittalschnitte durch das Gehirn der Maus darstellen, lässt sich die Endstrecke der perforirenden Fasern gut studiren. Man sieht da, dass die spheno-ammonischen Verzweigungen die ganze Ausdehnung der Molecularschicht und der Zona lacunosa des Ammonshorns, sowie die ganze plexiforme Schicht der Fascia dentata einnehmen.

Ueber die Art der Endverzweigung der perforirenden Fasern habe ich Folgendes beobachtet: Sie lassen sich alle von diesem Gesichtspunkte aus in drei Arten sondern: direkte Fasern für die Fascia dentata, solche für das Ammonshorn und gemischte Fasern, d. h. in beiden dieser Centren verzweigte.

a) Die directen Fasern für die Fascia dentata sind vielleicht die stärksten von allen, obgleich solche von mittlerer Dicke nicht fehlen.

Sie ziehen zuerst ein Stück Weges, ohne sich zu verzweigen, über die plexiforme Schicht des Subiculums, und theilen sich, bei der Fascia angelangt, in zwei Züge, einen hinteren, gewöhnlich von mitteldicken Fasern gebildet, welche in den hinteren oder oberflächlicheren Theil

Fig. 69.



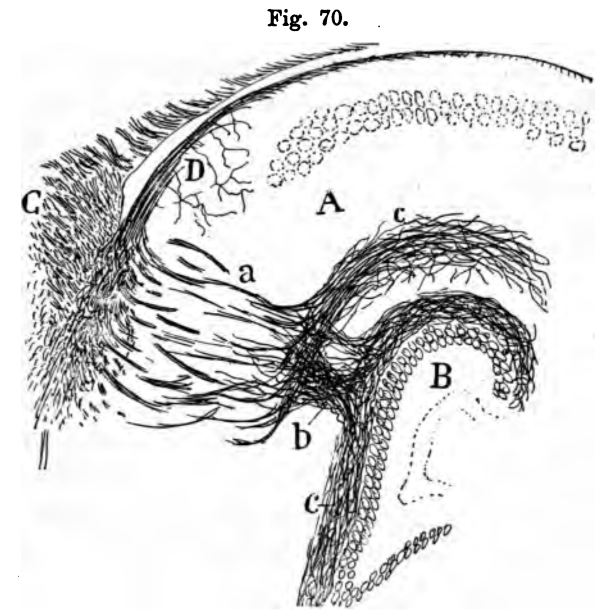
Verlauf und Endigungen der perforirenden oberen Fasern (Sagittalschnitt durch das Gehirn).

A, Ammonshorn; *B*, Fascia dentata; *C*, Winkel- oder gekreuzter Strang; *D*, aufsteigende Bahn, aus der die perforirenden spheno-ammonischen Fasern entspringen; *E*, perforirende Bündel.

der Fascia dentata eintreten, und einen vorderen, in welchem die dicken Fasern überwiegen, welche in den vorderen Theil sich begeben. Auf diese Weise in der plexiformen Schicht der Fascia angelangt, spalten sich die Fasern dieser Züge oder verzweigen sich complicirt, indem sie ihre Aeste durch lange Strecken parallel zu der genannten Schicht aussenden und einen dichten Plexus erzeugen, der

mit den dendritischen Büscheln der Körner in innigem Contact sich befindet. Einige dicke Fasern kreuzen, ohne sich aufzuhalten oder Aeste abzugeben, die ganze plexiforme Schicht der Fascia dentata und ändern in der Nähe der Körnerschicht die Richtung, wobei sie sich longitudinal oder parallel zu diesem Herd wenden und sich der Beobachtung entziehen.

Fig. 70.



Sagittaler und ein wenig schräger Schnitt des Ammonshorns und der Fascia dentata der Maus von 12 Tagen.

A, Ammonshorn; *B*, Fascia dentata; *C*, gekreuzter Winkelstrang; *D*, spheno-ammonisches alveares Bündel; *a*, obere perforirende Bündel; *c*, Verlängerung derselben nach der Molecularschicht des Ammonshorns; *b*, Bahn für die Fascia dentata.

Die Fascia dentata kann von ihren eigenen spheno-ammonischen Fasern oder von den Collateralen der gemischten in jedem beliebigen Punkte ihres Verlaufs getroffen werden; jedoch giebt es eine bevorzugte Stelle, an welcher die grosse Mehrzahl der genannten Züge eintritt. Diese Eingangsstelle, welche an einigen Präparaten von einem sehr dicken Bündel eingenommen erscheint (mehr oder weniger dicker Schnitt durch eine verticale Lamelle), entspricht der Nachbarschaft des Winkels der Fascia dentata (Fig. 70, *b* und Fig. 69, *b*).

b) Die für das Ammonshorn bestimmten Fasern sind die zahlreicheren und lassen sich leicht in den Sagittalschnitten verfolgen, von den perforirenden Bündeln bis zum Rande des Ammonshorns (Fig. 70, *a*, *c*). Sobald sie zur plexiformen Schicht des Subiculums gelangen, ist ihr Verhalten ein verschiedenes: im Allgemeinen krümmen sie sich, ohne sich zu verzweigen, und treten in einige der Längsbündel des Stratum lacunosum ein; manche spalten sich an der Umbiegungsstelle und liefern einen aufsteigenden, d. h. zum Ammonshorn parallelen Ast und andere von entgegengesetzter Richtung; einige schliesslich lösen sich in zwei oder drei Aeste von gleicher Richtung auf, welche innerhalb des Ammonshorns verlaufen und sich in verschiedene Ebenen des Stratum lacunosum und der Molecularschicht (Lamina medullaris circumvoluta) begeben.

c) Endlich entsprechen die gemischten Fasern in ihren allgemeinen Zügen den vorhergehenden, von denen sie sich dadurch unterscheiden, dass sie im Allgemeinen stärker sind, sowie besonders dadurch, dass sie einen oder mehrere dicke Aeste haben, welche in die Fascia dentata eindringen, in deren Molecularschicht sie sich verzweigen und enden (Fig. 69, *d*, *e*). In einigen Fällen stellt der an die Fascia dentata abgegebene Zweig die Fortsetzung des Axencylinders dar und kann man den anderen, d. h. die Verlängerung nach der Molecularschicht des Horns als Collaterale betrachten (*d*).

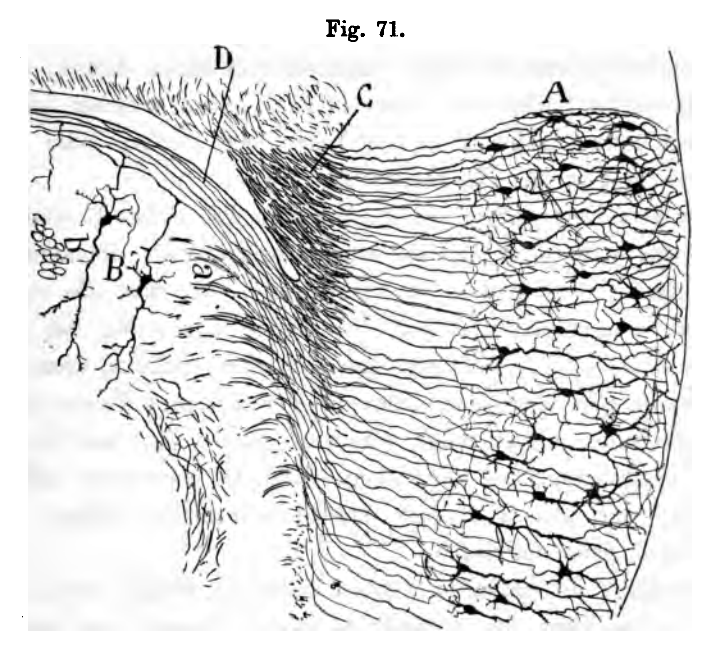
Da beim Menschen bekanntlich (siehe Fig. 12) ein sehr dicker Strang von weisser Substanz im Winkel zwischen Ammonshorn und Subiculum existirt sowie zahlreiche dicke perforirende Bündel, welche sich zum Stratum lacunosum und moleculare des Ammonshorns und zu der Lamina medullaris circumvoluta und der Fascia dentata begeben, so ist anzunehmen, dass sich hier ebenfalls eine perforirende spheno-ammonische Bahn sowie ein Winkel- oder gekreuzter spheno-ammonischer Strang befindet.

Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als, wie ich schon angegeben habe, die genannten Bahnen ebenso wie der Focus spheno-occipitalis, aus dem sie hervorgehen, im Gehirn des Hundes und der Katze existiren, wo sie eine aussergewöhnliche Stärke erreichen.

Alveare spheno-ammonische Bahn. (Fig. 67, *H.*) — Untersucht man seitliche sagittale Schnitte, d. h. solche, welche das Ganglion

spheno-occipitale umfassen und das Ammonshorn treffen, so bemerkt man constant, dass aus dem mittleren Gebiet dieses Ganglions, unterhalb der Stelle, an welcher das Commissuralbündel entspringt, eine Gruppe von Axencylindern hervorgeht, welche zuerst, unter diesem Bündel liegend, sich plötzlich in den Ventrikelwinkel begiebt, den Alveus berührt und ein Stück Wegs längs der Oberfläche desselben nach vorn und oben ver-

Fig. 71.



Details des Ursprungs des Winkel- oder gekreuzten Strangs und obere perforirende Bündel (weit seitlicher Sagittalschnitt).

A, Focus spheno-occipitalis; *C*, Winkelstrang; *B*, Subiculum; *D*, alveare spheno-ammonische Bahn; *a*, obere perforirende Bündel.

läuft, bis sie sich endlich zwischen den endogenen Bahnen des Ammonshorns verliert.

Wie ich früher sagte, liefern diese Alvearfasern, deren spheno-occipitalen Ursprung ich für unbestreitbar halte, eine Unzahl von über die ganze Rinde des Subiculums verzweigten Collateralen, und besonders verzweigt über ein dreieckiges Feld, welches nach oben von dem Commissuralbündel, nach hinten von perforirenden Bündeln, nach unten und

vorn von den ersten Gruppen der Pyramiden des Ammonshorns begrenzt ist (Fig. 71, *D* und 70, *D*).

Die Fig. 27, *a*, *d*, in der ich im Einzelnen diese Fasern, so wie sie sich in Sagittalschnitten präsentiren, darstelle, zeigt, dass nicht alle Collateral- oder Endfasern des Alvearbündels aus dem gleichseitigen Ganglion spheno-occipitale hervorgehen. Es giebt auch solche, welche aus dem ammonischen oder hinteren Theil des Alveus entspringen und nach voraufgegangener Krümmung und unter Verzweigung in einem grossen Gebiet der Subiculumrinde enden oder sich in einen dicken, in dieser Rinde verzweigten Endast und einen dünnen spalten, welcher seinen Lauf nach aussen nimmt und sich in den Fasern des Winkel- oder Commissuralbündels und in der Nachbarschaft verliert.

Ueber den Ursprung dieser Fasern kann ich nichts Bestimmtes angeben. Dazu wäre es nöthig, die spheno-ammonischen alvearen Bahnen in ihrer ganzen Ausdehnung zu verfolgen, ebenso wie die erwähnten Fasern aus dem hinteren Alveus, ein Ding, das selbst bei der neugeborenen Maus und in sehr günstigen Schnitten gänzlich unmöglich ist. Der Umstand, dass die spheno-ammonischen alvearen Fasern nicht insgesammt im Subiculum zu enden scheinen, sondern sich weit bis ins Ammonshorn fortsetzen, lässt vermuthen, dass die genannten zuführenden Bahnen aus dem Innern alveare spheno-ammonische Bahnen der entgegengesetzten Seite darstellen.

Die Schicht der alvearen weissen Substanz enthält auch, wie ich bei der Beschreibung des Subiculums sagte, Axencylinder, welche aus den Zellen des letzteren stammen und sich bis in das Ammonshorn fortsetzen. Einige theilen sich in einen hinteren Ast für den Alveus und einen vorderen, der sich zwischen den Fasern des Winkelstrangs oder in den tiefen Schichten der perforirenden Fasern verliert. Ueber Verlauf und weiteres Verhalten dieser Bahnen ist mir nichts bekannt.

Die eben erwähnten Verbindungen zwischen dem oberen Theil des Lobulus pyriformis oder dem spheno-occipitalen Kern und dem Ammonshorn und der Fascia dentata haben eine grosse Bedeutung. Sie bilden überdies das interessanteste Resultat meiner Untersuchungen über die Structur der Riechcentren. Wenn, wie ich angenommen habe, genanntes Centrum des Lobulus pyriformis eine Riechsphäre darstellt, so liefere

ich hier den positiven Beweis der gleichfalls olfactiven Natur des Ammonshorn.

Die Autoren haben sich bei der Deutung der physiologischen Natur des Ammonshorns nur bezüglich des Ursprungs und Verlaufs der zuleitenden Riechbahnen dieses Centrums getäuscht, Bahnen, welche nicht von vorn, sondern von hinten in dasselbe eindringen, wobei die (nun verständliche) geringe Entfernung zum Vortheil dient, welche bei allen Säugethieren zwischen dem unteren Verlauf des Ammonshorns und der hinteren-oberen Spitze des Lobulus pyriformis existirt.

Capitel X.

ZWISCHENHEMISPHÄRENRINDE UND GYRUS FORNICATUS. — CINGULUM.

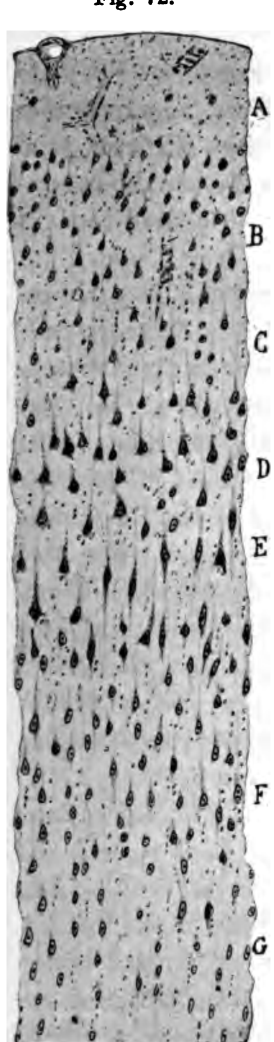
Bevor wir in das Studium des Cingulums oder der über dem Balken verlaufenden cortico-ammonischen Bahn eintreten, müssen wir kurz die graue Substanz, aus der sie entspringt, analysiren, d. i. die Rinde des Gyrus fornicatus beim Menschen und die Regio interhemisphaerica bei den Nagethieren.

Der einzige Autor, welcher eine etwas eingehende Untersuchung der Textur genannter Windung (erste und zweite limbische) beim Menschen ausgeführt hat, ist Hammarberg[42]. Nach ihm besteht der Gyrus cinguli 1. aus einer Molecularschicht, 2. aus der Schicht der kleinen Pyramiden, 3. derjenigen der grossen Pyramiden, 4. derjenigen der Spindelzellen. Die vierte Schicht — Körnerzellen — fehlt. Die zweite besteht in Wirklichkeit nicht aus Pyramiden, sondern aus kugligen Zellen, welche Betz für spindelförmige hielt. Nach dem Corpus callosum zu verschmälern sich die Schichten und nimmt der Umfang der Zellen ab. In der Gegend des Uebergangs in dieses Gebilde existirt die Molecularschicht nicht mehr, sondern ein Rest von Pyramiden und einigen Zellen der vierten Schicht, welche horizontal liegen.

Meine beim Menschen an Nissl-Präparaten gemachten Beobachtungen bestätigen im Grunde die Behauptungen Hammarbergs, jedoch ist noch einiges Detail zuzufügen. Wie Fig. 72 zeigt, giebt es hier folgende Schichten: 1. Molecular- oder plexiforme Schicht, charakterisirt durch ihre erhebliche Dicke; 2. Schicht der kleinen Spindel- und Pyramiden-

zellen; 3. zellenarme plexiforme Schicht; 4. Schicht der grossen Pyramiden und grossen Spindelzellen; 5. tiefe, mittelgrosse Pyramiden; 6. weisse Substanz und polymorphe Zellen.

Fig. 72.



In der vierten Schicht existiren keine eigentlichen Riesenzellen, sondern grosse Pyramiden; im unteren Bereich derselben erscheinen unregelmässig zerstreut einige lange, grosse Spindelzellen, welche an die specifischen Zellen der Inselrinde erinnern. Diese Schicht, sowie die der mittelgrossen Pyramiden ist sehr wenig dick im Gyrus cinguli im Vergleich mit den entsprechenden anderer Windungen, von denen dieser Gyrus namentlich durch den Plexus von Nervenfasern der dritten Schicht und das Vorwiegen des spindelförmigen Typus unter den Elementen der zweiten sich unterscheidet.

Diese etwas aparte Textur scheint mir nur den unteren zwei Dritteln des Gyrus cinguli zu entsprechen; im oberen verdicken sich die Schichten, der Plexus der dritten Schicht wird weniger deutlich, und die grossen Spindelzellen der fünften verschwinden. In Anbetracht dessen, sowie in Erwägung, dass das Cingulum hauptsächlich, wie Weigert-Präparate lehren, aus dem unteren Theil dieser Windung hervorgeht, halte ich es für wahrscheinlich, dass nur diese Partie des Gyrus cinguli als homolog der Zwischenhemisphärenrinde der Nager gelten kann.

Ebensowenig scheint bei Katze und Hund der ganze Gyrus supracallosus der erwähnten Regio interhemisphaerica zu entsprechen. So

Schnitt durch das untere Gebiet des Gyrus cinguli beim Menschen.

A, plexiforme Schicht; *B*, kleine spindelförmige und Pyramidenzellen; *C*, tiefe plexiforme Schicht; *D*, Schicht der grossen Pyramiden; *E*, grosse, spindelförmige Zellen; *F*, polymorphe Zellen.

zeigen bei der Katze die Nissl-Präparate eine der Cingulumrinde der Nager analoge Textur nur in den unteren zwei oder drei Vierteln des Gyrus supracallosus. Der obere Theil einverleibt der Corona radiata die Mehrzahl seiner Projectionsfasern, welche sich nach aussen oberhalb des Corpus callosum wenden.

Bei den Nagern kommt das Cingulum aus der ganzen inneren Seite der Hemisphären, und demzufolge ist anzunehmen, dass die ganze Zwischenhemisphärenrinde die speciellen Merkmale zeigt, welche wir eben beim Gyrus cinguli der gyrencephalen Thiere beschrieben haben. Es präsentiren sich in der That diese Merkmale, und zwar viele deutlicher als bei Mensch, Katze und Hund.

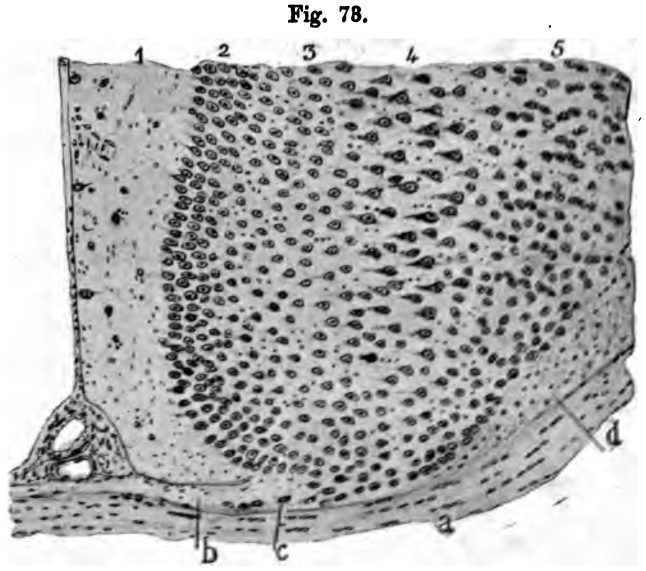
Daher bietet, wie aus Fig. 73 ersichtlich, bei Meerschweinchen, Kaninchen und Maus ein Querschnitt der nach Nissl gefärbten Zwischenhemisphärenrinde die folgenden Schichten: 1. Sogleich erweckt die Aufmerksamkeit die erhebliche Dicke der plexiformen Schicht (mehr als das Doppelte derjenigen der oberen Gegend der Hemisphären), welche einige Zellen mit kurzem Axencylinder und sehr viele Markfasern enthält. 2. Darunter erscheint eine Granularformation, welche an die Körner der Fascia dentata erinnert. Diese Zellen liegen zusammengedrängt und bilden verschiedene Reihen; sie haben Spindel- oder Ei-, häufig dreieckige Form. 3. Hierauf zeigt sich eine plexiforme Schicht, besät mit kleinen oder mittelgrossen Pyramidenzellen; darunter folgen nacheinander die Schicht der grossen Pyramiden (vierte) und der polymorphen Zellen (fünfte) Letztere enthält ei- oder spindelförmige Zellen von mittlerem oder selbst geringem Umfang; sie liegen zwischen radiären Nervenbündeln.

Die Zwischenhemisphärenrinde unterscheidet sich also, um es kurz zusammenzufassen, bei den Nagern von der übrigen Rinde: durch die enorme Entwicklung der plexiformen Schicht; durch die Einschiebung der Schicht der kleinen Pyramiden; durch eine Schicht von spindel- und eiförmigen Zellen; durch die geringe Zahl der grossen und mittelgrossen Pyramidenzellen, welche sich zu relativ schmalen Schichten anordnen, und, wie wir bald zeigen werden, durch das Vorhandensein eines dichten Nervenplexus im Niveau der dritten Schicht. Diese eigenthümliche Beschaffenheit der Zwischenhemisphärenrinde hört in der Nähe des oberen Randes der Hemisphären auf, indem der Plexus der dritten

Schicht verschwindet, die Körner- oder Spindelzellen der zweiten sich in echte Pyramiden verwandeln und alle Schichten an Dicke zunehmen.

Die feinere Structur der Regio interhemisphaerica vermag uns nur die Golgische Methode zu enthüllen. Bis jetzt habe ich sie mit Erfolg nur bei kleinen Säugethieren angewandt, besonders bei der acht- bis fünfzehntägigigen Maus, auf welche sich Fig. 75 bezieht. Bei diesem Thiere sind die Stärke des Cingulums und seine Nähe an der Mittel-

Fig. 78.



Schnitt durch den unteren Theil der Zwischenhemisphärenrinde des Meerschweinchens. Nissl-Methode.

1, plexiforme Schicht; 2, Schicht der Spindelzellen; 3, tiefe plexiforme Schicht; 4, grosse Pyramiden; 5, polymorphe Zellen; *a*, Corpus callosum; *b*, Rinde der Striae supracallosae; *d*, Cingulum.

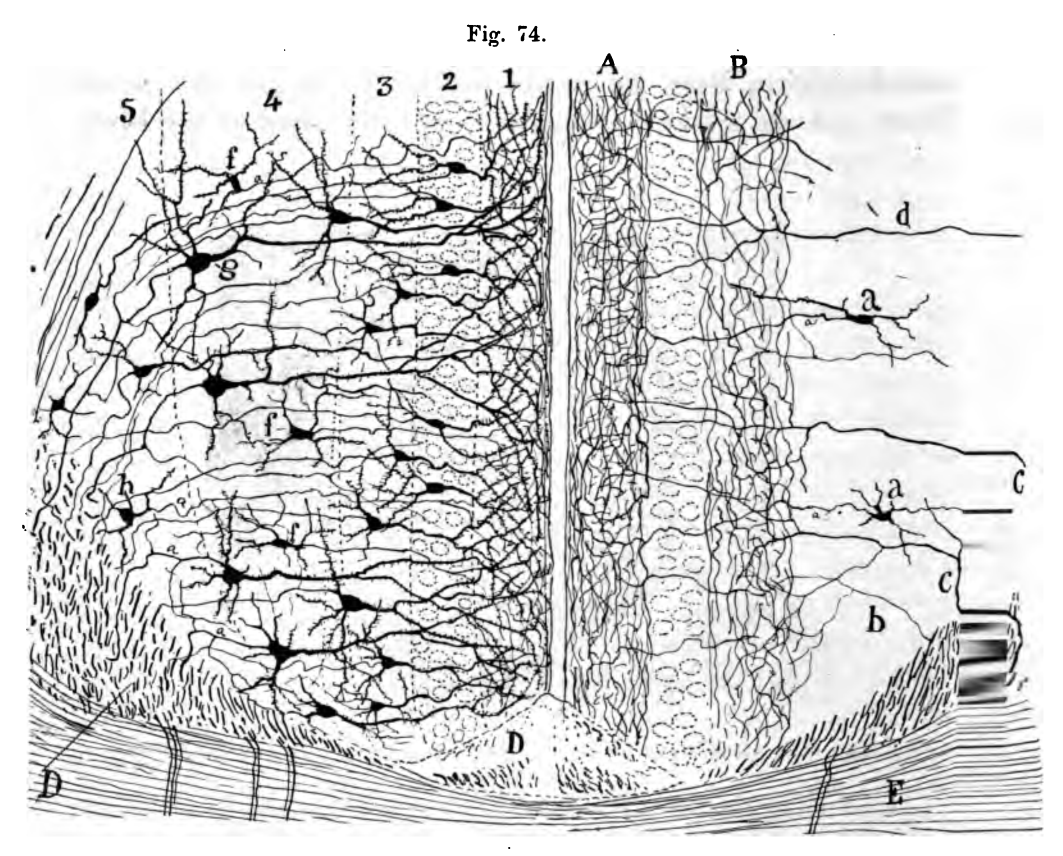
linie, sowie die Kürze der Schichten für die Texturanalyse günstige Umstände, worauf ich schon in einer früheren Arbeit über die Gehirnrinde[45]) hinwies.

Plexiforme Schicht. — Sie ist charakterisirt durch die ausser gewöhnliche Menge ihrer Nervenfasern, welche ein sehr dichtes Geflecht bilden. Ausserdem enthält sie kleine und mittelgrosse Zellen mit kurzem Axencylinder, der innerhalb der Schicht endet, und die Endbüschel aller Zellen der darunter liegenden Schichten.

Der Nervenplexus besteht aus folgenden Factoren:

1. Collateralen der weissen Substanz des Cingulums. — Diese von mir[44]) vor vielen Jahren entdeckten zahlreichen Collateralen

Fig. 74.



Verticaler Querschnitt durch die Zwischenhemisphärenrinde der achttägigen Maus.

A, oberflächliche plexiforme Schicht; *B*, tiefe plexiforme Schicht; *D*, Cingulum; *E*, Corpus callosum; *a*, Zelle mit aufsteigendem Axencylinder; *b*, Collateralen des Cingulums; *c*, Endfasern desselben; *g*, grosse Pyramidenzelle; *f*, *h*, Zellen mit aufsteigendem Axencylinder.

entspringen im rechten Winkel aus den Markfasern des Cingulums, ziehen aufwärts quer durch die unteren Schichten und enden in der plexiformen mittelst einer weiten und reichlichen Verzweigung (Fig. 74, *b*).

2. Aus der weissen Substanz stammende Endfasern. — In den horizontalen Schnitten trifft man, wenn auch selten, aufsteigende

von der weissen Substanz abgesprengte Fasern, welche in der ganzen grauen Substanz dieses Gebiets eine ausgedehnte Verzweigung bilden, die besonders in der ersten Schicht concentrirt ist (*c*). Die Ursprungsaxencylinder lassen sich nur auf eine kurze Strecke längs des Cingulums verfolgen, so dass es dahingestellt bleibt, ob es sich um aufsteigende Bahnen handelt, welche quer durch das Corpus callosum mit den Bündeln des Fornix longus Forels kommen, oder um das Endstück von associativen Bifurcationsästen aus Axencylindern, welche im Gyrus fornicatus entspringen.

3. Aufsteigende Bündel des Cingulums. — In den Frontalschnitten der vorderen Hälfte der Zwischenhemisphärenrinde habe ich einige Male gewisse deutlich gefärbte starke Bündel gesehen, welche, sich vom Cingulum (Fig. 75, *B*), und zwar von seinem inneren Theil ablösend, schräg die graue Substanz kreuzten und die plexiforme Schicht erreichten; hier wandten sie sich tangential und verstärkten beträchtlich den Nervenendplexus dieser Schicht. Wie aus Fig. 75, *A* ersichtlich, verläuft die Mehrzahl dieser Fasern in der ersten Schicht schräg nach vorn und oben, tritt in einen Theil der oberen Rinde ein und stellt vielleicht Verbindungen mit anderen Gehirngegenden her. Eine erhebliche Zahl dieser aufsteigenden Cingulumfasern scheint in der Zwischenhemisphärenrinde zu enden, und an ihnen beobachtet man Collateralen, von welchen die einen für die erste Schicht bestimmt, die anderen in den darunter liegenden vertheilt sind (Fig. 75, *a*).

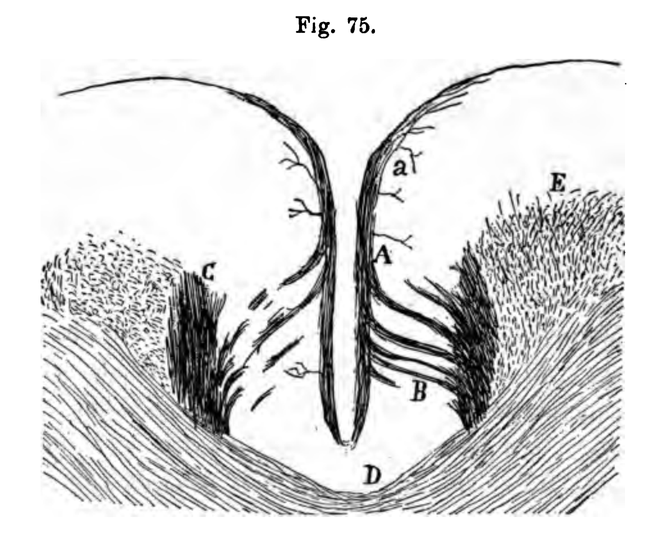
4. Aufsteigende Martinottische Axencylinder. — Sie stammen aus spindel-, ei- oder sternförmigen Zellen, welche über die ganze Dicke der Rinde vertheilt, jedoch besonders in der vierten und fünften Schicht (Fig. 74, *a*, *f*) anzutreffen sind.

Schicht der eiförmigen und dreieckigen Zellen. — Sie besteht bei den kleinen Säugethieren aus verschiedenen Reihen sehr dicht gedrängter Zellen, welche in Nissl-Präparaten das Aussehen der Körner der Fascia dentata oder der Retina haben. In Golgi-Präparaten besitzen sie Ei-, Spindel- oder dreieckige Form. Ihr Körper ist glatt und sendet nur an seinen Polen Fortsätze aus. Diese Fortsätze pflegen zu sein: ein oder zwei aufsteigende, mit Büscheln in der plexiformen Schicht endigend; ein oder zwei absteigende, im Niveau der dritten oder tiefen

plexiformen Schicht in verschiedene Aeste aufgelöst, und ein feiner Axencylinder, der bald aus dem Zellkörper, bald aus dem absteigenden Schaft entspringt, an die letztgenannte Schicht, die er kreuzt, Collateralen abgiebt und schliesslich die weisse Cingularsubstanz erreicht, wo er sich in eine dünne Markfaser fortsetzt.

Tiefe plexiforme Schicht. — Sie wird so genannt, weil in ihrem Niveau ein dichtes Nervengeflecht existirt, das fast so reich ist wie

Fig. 75.



Frontalschnitt durch das Gehirn der Maus. Vorderer Theil der Substantia interhemisphaerica.

A, plexiforme Schicht der Zwischenhemisphärenrinde; *D*, Corpus callosum; *C*, Cingulum; *B*, perforirende Bündel, in der plexiformen Schicht endigend.

das der ersten Schicht und von dem Zusammentritt und der collateralen oder Endverzweigung der folgenden Fasern gebildet wird: a) Collateralästen von Markfasern aus der weissen Substanz; b) Endästen von Collateralen aus dem Cingulum; c) dünnen Collateralen aus dem Axencylinder der Zellen der zweiten Schicht; d) Endverzweigungen und Collateralen, welche aus darunter liegenden Zellen mit aufsteigendem Axencylinder stammen (Fig. 74, *B*).

Jedoch enthält diese Schicht auch einige kleine und mittelgrosse Pyramiden (Fig. 74, 3) und einige Zellen mit kurzem und aufsteigendem Axencylinder.

Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden. — Wie man aus Fig. 74,4 ersieht, besitzen diese Zellen den eigentlichen Pyramidentypus, einen radiären, in der ersten Schicht verzweigten Schaft, Basilarfortsätze, die innerhalb der vierten Schicht oder in der darunterliegenden vertheilt sind, und einen starken Axencylinder, der nach aussen und unten zieht und sich in eine Faser des Cingulums fortsetzt. Aus diesem Axencylinder entspringen verschiedene Collateralen, darunter einige rückläufige, welche die dritte und sogar die erste Schicht erreichen können. Gewöhnlich sind die in der tieferen Ebene liegenden die grösseren und verdienen fast den Namen Riesenzellen (Fig. 74, *g*). In der erwähnten Schicht fehlen niemals Zellen mit aufsteigendem Axencylinder.

Schicht der polymorphen Zellen. — In dieser schmalen und dreieckigen Schicht liegen einige mittelgrosse Pyramidenzellen, Zellen von gleichem Volumen, jedoch von dreieckiger Gestalt, und einzelne ei- oder spindelförmige Zellen mit aufsteigendem Axencylinder, der bis in die erste Schicht reicht, woselbst er sich verzweigt (Fig. 74, *h*).

Die specielle Structur der Zwischenhemisphärenrinde findet sich, wie ich schon sagte, bei Maus, Kaninchen und Meerschweinchen an der ganzen inneren Fläche der Hemisphären und reicht ausserdem nach vorn bis zur Stirnspitze und nach hinten längs der Hemisphären bis zum mittleren Theil oder etwas oberhalb des hinteren Randes des Occipitallappens, d. h. bis zur Stelle, wo der Focus praesubicularis beginnt.

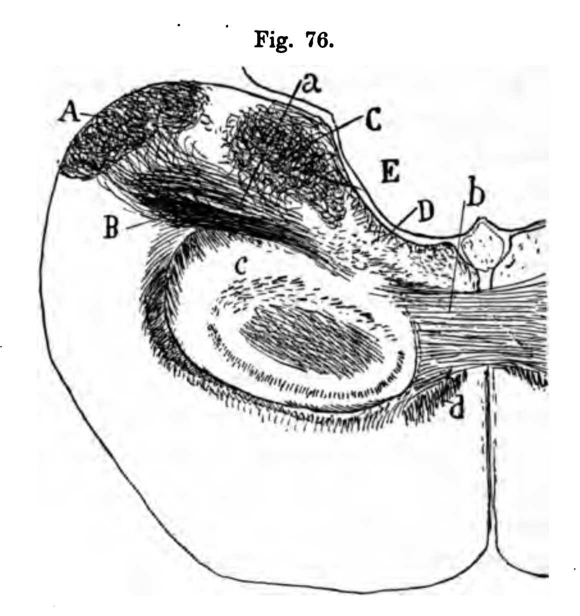
In diesem ganzen grossen Gebiet grauer Substanz sind dieselben Schichten und im Wesentlichen dieselben Verbindungen vorhanden; indess giebt es zwei Stellen, an denen sich einige Abweichungen finden, nämlich das Ganglion praecallosum d. i. der Theil der Zwischenhemisphärenrinde, welcher unmittelbar oberhalb der Bulbi olfactorii liegt, und das Ganglion arcuatum, an der Occipitalspitze, ein ausgedehnter grauer Streif, von dieser bis zum Präsubiculum reichend.

Ganglion praecallosum. — Nicht weit von dem Fuss des Bulbus und unterhalb und vor dem Balkenknie charakterisirt sich die Zwischenhemisphärenrinde durch die bedeutende Entwicklung der ersten Schicht, in welche zahlreiche perforirende Bündel des Cingulums eintreten, durch die Zartheit desselben, welches sich auf ein bogenförmiges, das Knie des Corpus callosum umgrenzendes Band reducirt, und endlich durch

die gänzliche Verkleinerung des Umfangs des Ganglions, auf dessen Kosten die graue Substanz der Frontalspitze wächst.

Das Ganglion arcuatum (Ganglion der Occipitalspitze) ist schon früher von mir[45]) analysirt worden. Es ist gekennzeichnet vor Allem durch die starke Entwicklung des Plexus der dritten Schicht, der, wie Weigert-Präparate zeigen, zum grossen Theil markfaserig ist (Fig. 54, *a*),

Fig. 76.



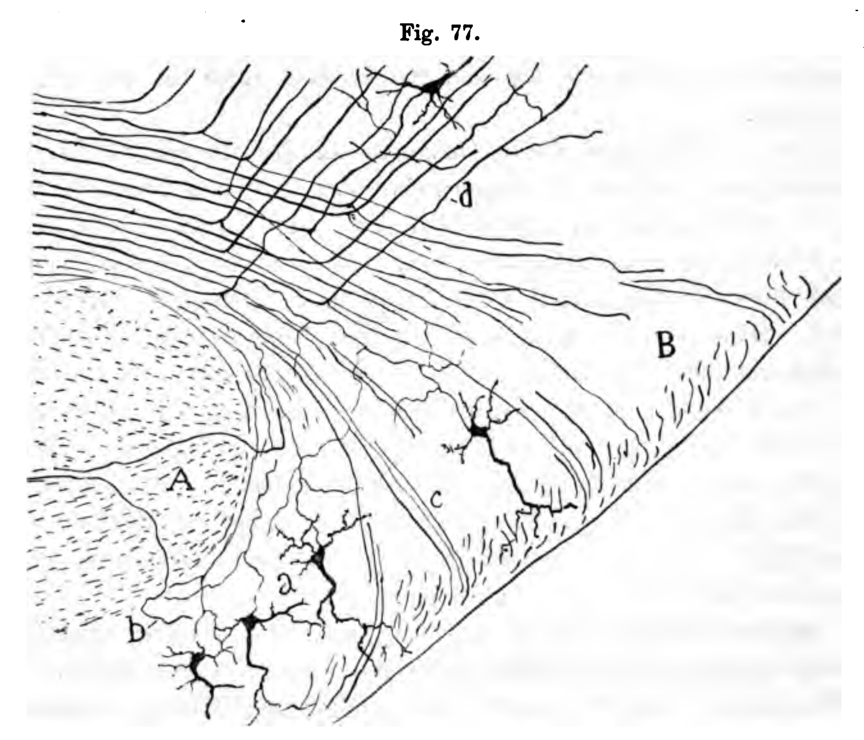
Etwas schräger Horizontalschnitt einer Gehirnhemisphäre der wenige Tage alten Maus.

A, Ganglion spheno-occipitale; *C*, Focus präsubicularis; *B*, gekreuzter Winkelstrang; *D*, Ganglion der Occipitalspitze; *E*, vorderer Vierhügel; *a*, Anfangsbahn der perforirenden Bündel; *b*, Corpus callosum; *c*, Ammonshorn; *d*, Cingulum.

durch den grossen Reichthum an mittelgrossen und grossen Pyramidenzellen (dritte und vierte Schicht) und dadurch, dass in ihm eine beträchtliche Menge von Fasern des Cingulums entspringen, welche von vorn nach hinten gerichtet sind. In Fig. 77, *d* sieht man das Verhalten der hier entstandenen Axencylinder. Die aus dem oberen Theil, d. h. aus der eigentlichen Occipitalspitze hervorgehenden ziehen nach unten bis zur Ebene des Cingulums und spalten sich in der Mehrzahl in einen dicken vorderen und einen dünnen hinteren Ast; der vordere verläuft

nach vorn und setzt sich wahrscheinlich in eine Projectionsfaser fort, während der andere mehr oder weniger hinter dem Splenium des Corpus callosum hinabsteigt und, die graue Substanz kreuzend, in der hier in Rede stehenden plexiformen Schicht endet. Hingegen pflegen die in den

Fig. 77.



Sagittalschnitt durch das hintere (occipitale) Ende des Gehirns der zehntägigen Katze.

A, Splenium des Corpus callosum; *B*, Ganglion der Occipitalspitze; *a*, Zellen des unteren Theils dieses Ganglions, deren Axencylinder zum Cingulum ziehen; *b*, Faser zum Fornix longus; *d*, gespaltene Axencylinder; *c*, perforirende Fasern für die plexiforme Schicht des Ganglions der Occipitalspitze.

mittleren und unteren Theilen des Ganglions entspringenden Axencylinder aufwärts zu steigen und sich theils dem Cingulum, theils dem Fornix longus Forels einzuverleiben, um das, was sie durchziehen, zu bilden, das Splenium corporis callosi. In ihrem Verlauf durch die graue Substanz senden sie rückläufige Collateralen aus (Fig. 77, *a*) und einen langen auf- oder absteigenden Ast, der durch die darunterliegende weisse

Substanz zieht und dessen Endziel schwer festzustellen ist. Die Endfasern, deren Mehrzahl aus dem Cingulum hervorgeht, sind in dem Ganglion der Occipitalspitze sehr reichlich vorhanden und bilden einen über alle Schichten ausgedehnten, allerdings besonders in der dritten concentrirten, Plexus. In Fig. 80, *J* stelle ich einige dieser vom Cingulum abgesprengten Endfasern dar; häufig entspringt an der Umbiegungsstelle, um aufwärts zu ziehen, eine Collaterale, die eine Strecke lang durch die weisse Substanz zieht.

Die specielle Lage dieses Ganglions an der inneren Fläche der Occipitalspitze und das Vorhandensein eines mittleren Streifens von weisser Substanz in ihm, vergleichbar dem Gennarischen in der Rinde der Fissura calcarina beim Menschen, liessen mich in meiner ersten Arbeit über den Gegenstand diesen Herd für die Sehsphäre der Nager halten. Heute jedoch, nach einer Analyse der gesammten Zwischenhemisphärenrinde, welche die grosse Analogie zwischen dem Ganglion der Spitze und der grauen supracallösen Substanz dargelegt hat, und in Anbetracht dessen, dass dieses Ganglion der Occipitalspitze ausschliesslich Fasern aus dem Cingulum empfängt, ohne dass es möglich ist, in ihm den Eintritt von aus dem Stabkranz hervorgehenden Bündeln und demzufolge aus den secundären optischen Herden nachzuweisen, gebe ich meine frühere Ansicht gänzlich auf.

Weisse Substanz des Gyrus fornicatus. — Studirt man eine vollständige Reihe von Frontalschnitten der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens nach Weigertscher oder Golgischer Färbung, so erkennt man über dem Corpus callosum und unmittelbar nach unten und aussen von der grauen Zwischenhemisphärensubstanz einen dicken Strang weisser Substanz, der schon von Ganser[46]) studirt und dargestellt worden ist. Nach diesem Gelehrten soll der Strang, bei den Nagern völlig abgegrenzt, von der inneren Kapsel unabhängig sein und wahrscheinlich dem oberen Längsbündel des Menschen entsprechen. Seine vermuthliche Aufgabe ist, sagt Ganser, verschiedene Gebiete des Gyrus fornicatus unter sich zu verbinden. In meiner Arbeit von 1890[47]) reproducirte ich ebenfalls diesen Strang, wenn auch ohne seine Verbreitung zu untersuchen, und wies zuerst nach, dass seine Axencylinder aus der grauen Zwischenhemisphärenrinde entspringen und von vorn nach hinten ziehen. Da ich je-

doch damals nicht beabsichtigte, die Verbindungen des Cingulums zu analysiren, so äusserte ich nichts über seine Endigung im Ammonshorn.

Kölliker[48]) scheint ebensowenig diesen wichtigen Punkt einer genaueren Untersuchung mit der Golgischen Methode unterworfen zu haben. In seinen Beschreibungen und Figuren stellt er das Cingulum als ein langes sagittales, über dem Balken gelegenes Bündel dar, aus welchem perforirende, für die Bildung des Fornix longus Forels bestimmte Fasern sich loslösen. Ueber ihr hinteres und vorderes Ende sagt er nichts Bestimmtes. Mehr Beachtung hat das Cingulum des Menschen gefunden, worüber verschiedene Autoren und besonders Beevor gearbeitet haben.

Nach der Ansicht Beevors[49]) ist das Cingulum des Menschen ein zusammengesetztes Gebilde und besteht es aus Bahnen verschiedener Herkunft, was der Umstand zeigt, dass, wenn man seine Schnitte auf Degenerationen untersucht, seine Fasern niemals vollständig degeneriren, weder nach vorn noch nach hinten. Drei Gruppen von Fasern sollen es hinter einander bilden: eine vordere, horizontale und hintere. Das vordere Bündel liegt unterhalb des Knies des Corpus callosum und setzt die Substantia perforata anterior und die innere Olfactoriuswurzel mit dem Stirnlappen in Verbindung. Das horizontale Bündel bildet den Haupttheil des Cingulums, d. h. den über dem Balken gelegenen, und soll zwischen dem Stirnende der Hemisphäre und den limbischen Windungen einerseits und den oberen Windungen der inneren Gehirnfläche andrerseits Verbindungen herstellen. Die hintere Gruppe endlich liegt inmitten des Gyrus hippocampi und verbindet nach hinten unter sich den Lobulus fusiformis, den Lobulus lingualis und die Temporalspitze. Weder das Ammonshorn noch der Nucleus amygdaleus sollen Abzweigungen von dieser Cingularbahn empfangen.

Nach Edinger[50]) setzt sich der Gyrus fornicatus nur scheinbar in das Ammonshorn fort und ist sein olfactiver Charakter sehr zweifelhaft; er giebt jedoch zu, dass das Cingulum sich mit jenem Centrum verbindet, wenn er auch nicht sagt, auf welche Weise. In einer Figur lässt er die Fasern dieses sagittalen Systems nach hinten bis zu den sphenoidalen Windungen gelangen.

Déjerine[51]) betrachtet das Cingulum als das Associationsbündel des Rhinencephalons. Seine Fasern erreichen nicht die ganze Länge des Bündels, sondern stellen kurze, verschiedene Male erneuerte und in den benachbarten Windungen endende Bahnen dar. In seinem hinteren Ende soll das Cingulum eine Schicht sagittaler Fasern bilden, die sich mit Hämatoxylin stark färben; sie liegt im inneren Ende des Divertikels des Subiculums.

Elliot Smith[52]), der auf das Studium des Ammonshorns und des Fornix der niederen Säugethiere viel Sorgfalt verwendet hat, scheint die vermuthlichen Verbindungen zwischen dem Gyrus fornicatus und der weissen Substanz des Lobulus pyriformis nicht gesehen zu haben; hingegen sagt er uns, dass ein Theil der Fasern des Gyrus fornicatus das Corpus callosum durchbohre und einen Theil des präcommissuralen Fascikels oder der Zuckerkandlschen Riechstrahlung bilde, der sich bis in die Nähe des Chiasmas verfolgen lasse. Eine ähnliche Ansicht hat vor einiger Zeit auch Ganser ausgesprochen.

Wie man sieht, neigen die Autoren im Allgemeinen dazu, das Cingulum für eine mannigfache Associationsbahn anzusehen, die aus kurzen Fasern besteht und sich vom Gyrus hippocampi bis zum Spatium perforatum anterius erstreckt. Das Vorhandensein von langen Bahnen in ihm, Bahnen, die so ausgedehnt sind wie der Strang, bleibt daher zweifelhaft, und es ist ungewiss, wo und wie seine Fasern in den beiden vorderen Polen enden.

Meine Beobachtungen an kleinen Thieren beweisen aufs Bestimmteste die folgenden vier Grundthatsachen: 1. Das Cingulum enthält ausser kurzen Bahnen, die den von Beevor bei der menschlichen Rinde erwähnten gleichwerthig sind, eine sehr lange, welche die ganze oder fast die ganze Länge des Cingulums einnimmt. 2. Das Cingulum endet hinten, wenigstens zum grossen Theil, mittelst freier Verzweigungen im Subiculum und Ammonshorn. 3. Das vordere Ende des Cingulums steigt hinab, nicht in die Regio olfactoria, sondern in den Stabkranz und bildet somit eine Projectionsbahn. 4. Endlich die Fasern des Cingulums entspringen aus Zellen der Zwischenhemisphärenrinde, welche denen des Gyrus cinguli der menschlichen Rinde gleichwerthig sind.

Wir wollen nun Zusammensetzung, Verlauf, Ursprung und Endigungen des Cingulums oder der hauptsächlichen weissen Substanz des Gyrus fornicatus darstellen, so wie sie aus Golgi-Präparaten kleiner Thiere ersichtlich.

Es möge zunächst festgestellt werden, dass nicht der ganze unter der grauen Fissural-Substanz der Nager gelegene, weisse, supracallöse Strang der Cingularbahn des Menschen homolog zu erachten ist. In Wirklichkeit besteht dieser starke Sagittalstrang, dessen Querschnitt beim Kaninchen und der Maus halbmondförmig ist, aus zwei sehr verschiedenen Bündeln: 1. dem inneren (oder den dicken Markfasern), unmittelbar unterhalb der früher beschriebenen specifischen grauen Substanz liegend und aus Zellen derselben stammend. Dieses Bündel scheint mir vollständig dem Cingulum des Menschen zu entsprechen, weshalb ich es im Folgenden als Cingulum oder Sagittalstrang des Gyrus fornicatus bezeichnen will; 2. dem äusseren Bündel, oder zarten Fasern, welche ich bogenförmiges oder oberes Längsbündel der Hemisphären nennen will; dieses wichtige Bündel, nach aussen von dem voraufgehenden gelegen, ist viel breiter und bildet nach oben und aussen eine Hervorwölbung. Die Analyse seiner Fasern hat uns gezeigt, dass es eine Associationsbahn darstellt zwischen den vorderen und hinteren Regionen der oberen Rinde der Hemisphären. Sie nehmen daher an der Bildung des Cingulums nicht theil, noch treten sie mit dem Ammonshorn in Verbindung. Ich halte es für wahrscheinlich, dass jenes bogenförmige Bündel dem bogenförmigen oder longitudinalen Strang Burdachs beim Menschen entspricht, wie ich schon in einer anderen Arbeit bemerkt habe. Es könnte sogar zum Theil das occipitofrontale Bündel Forels und Onufrowiczs darstellen. Beide Bahnen, beim Menschen gut entwickelt und differencirt, finden sich vielleicht bei den kleinen Säugethieren zu einem einzigen sagittalen Strang vereinigt (Fig. 33 und 75, *C*, *E*).

Die beiden erwähnten Portionen der supracallösen weissen Substanz, d. i. das Cingulum und der bogenförmige Strang, erscheinen in Weigert-Palschen Präparaten wenig getrennt, dagegen deutlich differencirt in den Golgischen. Schon bei anderer Gelegenheit habe ich auf die Eigenthümlichkeit des Chromsilbers hingewiesen, bei Thierembryonen oder wenige Tage alten Thieren gewisse Nervenbahnen mit Ausschluss anderer

zu färben, ein glücklicher Umstand, der die Verfolgung der Axencylinder vom Ursprung bis zum Ende bequem macht. Dieser Vorzug, der wahrscheinlich bedingt ist durch einen gewissen chemischen Zustand aller Nervenfasern beim Auftreten ihrer Markhüllen, bewährt sich besonders beim Cingulum, das sich, wie aus Fig. 75, *C* ersichtlich, in seiner ganzen Ausdehnung vollständig gefärbt zeigt und ausserdem von dem Rest der weissen Substanz durch die ausserordentliche Stärke seiner Fasern abhebt. An diesen Frontalschnitten bemerkt man deutlich, dass das Cingulum eine von vorn nach hinten zunehmende Masse bildet und seinen grössten Umfang in der Nähe der Occipitalspitze erreicht.

Um Ursprung und Endigung der Cingulumfasern genau zu untersuchen, sind die sagittalen und horizontalen Schnitte am instructivsten. In den horizontalen, von denen ich in Fig. 78, *A* einen etwas schematisirten darstelle, erscheinen deutlich im Cingulum drei Arten von Fasern:

1. directe Axencylinder, aus den Pyramiden der Zwischenhemisphärenrinde entsprungen, welche nach hinten verlaufen und das Splenium des Corpus callosum und das Ganglion der Occipitalspitze erreichen;

2. directe Axencylinder gleichen Ursprungs, welche nach vorn ziehen, das Knie des Corpus callosum umgeben und das vordere Ende des Septum pellucidum erreichen. Diese Axencylinder sind viel zahlreicher als die voraufgehenden, besonders in der Regio supracallosa der Zwischenhemisphärenrinde (Fig. 78, *a*);

3. Axencylinder, die gespalten sind in einen zarten frontalen und einen dicken dorsalen, oder umgekehrt, in einen dicken frontalen und dünnen dorsalen Ast oder in zwei gleiche. Der hintere oder caudale Ast wendet sich in der Mehrzahl der Fälle nach hinten bis zum Ganglion der Occipitalspitze; der vordere oder frontale verliert sich, nachdem er die obere Seite der Commissura callosa gestreift hat, im Corpus callosum (Fig. 77, *d* und 78 *b*, *c*).

Diese gespaltenen Fasern bilden die Mehrzahl der Cingulumbahnen; ein gut Theil derselben entspricht der erwähnten Varietät, deren caudaler Ast dünner ist als der frontale (Fig. 78, *b*). Es ist daher die Annahme berechtigt, dass die Fasern der hinteren Portion des Cingulums in der Mehrzahl dorsale, aus den Axencylindern der Zwischenhemisphären-

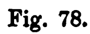
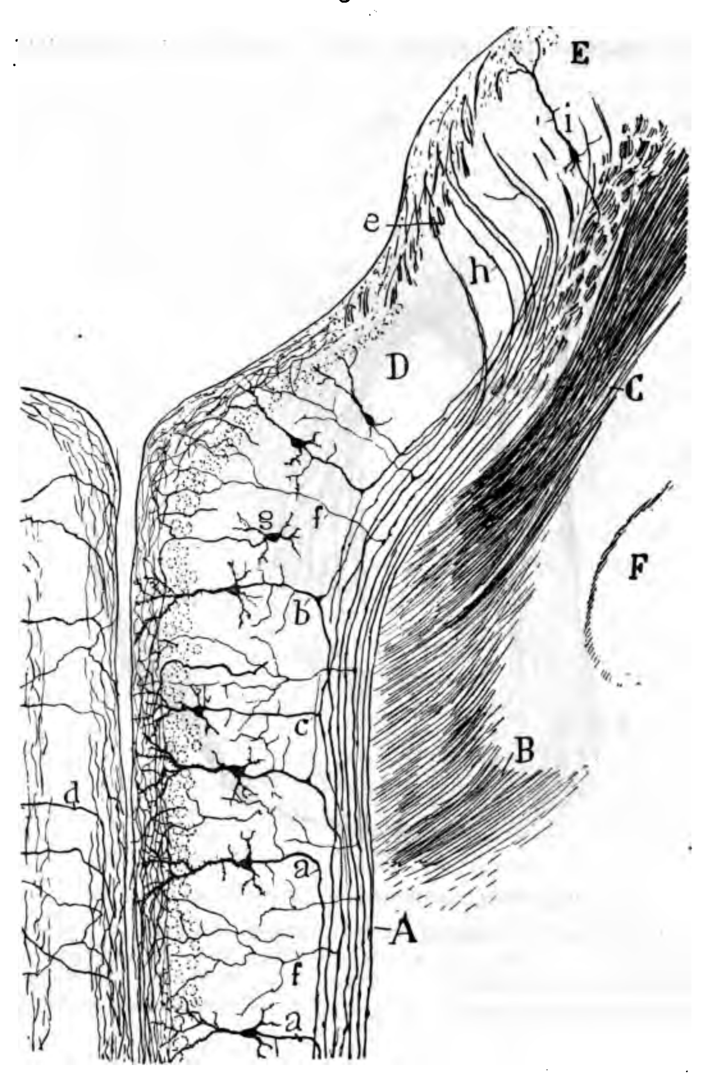


Fig. 78.



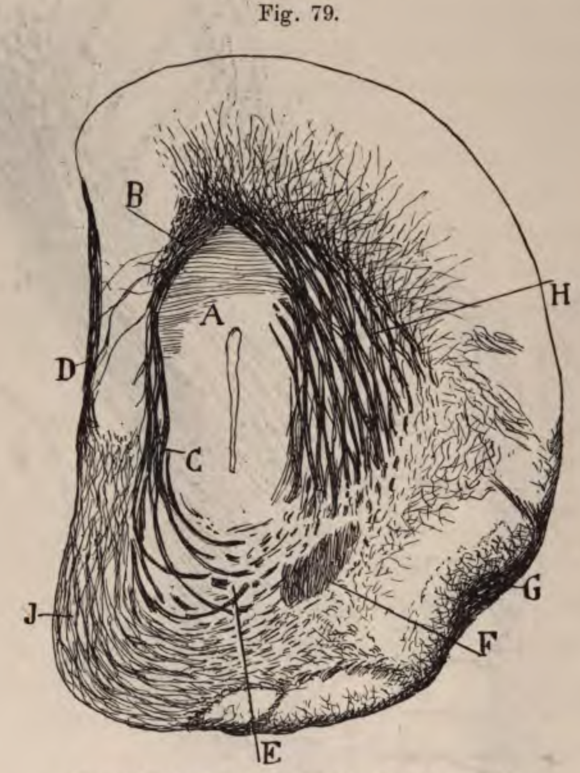
Horizontalschnitt durch das Gehirn der achttägigen Maus.

A, Cingulum; *B*, Corpus callosum; *C*, Winkelstrang (oder gekreuzter spheno-ammonischer); *D*, Ganglion der Occipitalspitze; *E*, Subiculum; *F*, Ammonshorn, tangential geschnitten; *a*, Axencylinder, nach vorn gerichtet; *b*, Axencylinder, in einen vorderen und hinteren Ast gespalten; *f*, Collateralen in der Zwischenhemisphärenrinde endend; *g*, Zellen mit aufsteigenden Axencylinder; *h*, perforirende Bündel für das Subiculum.

rinde entsprossene Aeste sind, während die Fasern der vorderen Portion die Fortsetzung der frontalen Aeste darstellen.

Das Verhalten der ersteren lehrt, dass sie in Wirklichkeit ein

Fig. 79.



Querschnitt des Stirnlappens der viertägigen Maus.

A, Stirnstrahlung des Corpus callosum; *B*, vorderer Theil des Cingulums; *C*, vordere absteigende Bündel des Cingulums; *D*, plexiforme Schicht des vorderen Endes der Zwischenhemisphärenrinde mit perforirenden, aus dem Cingulum stammenden Fasern; *E*, Region, in der sich die Bündel des Cingulums sagittal wenden; *F*, vordere Commissur; *G*, äussere Olfactoriuswurzel; *H*, Corpus striatum.

Associationssystem darstellen, während Verlauf und Endigung der letzteren für ein Projectionssystem dieser spricht.

Endigung der vorderen Aeste. — Welches ist das Schicksal der nach vorn gerichteten gespaltenen oder ungespaltenen Aeste? Die weit nach vorn gelegenen Frontalschnitte sowie die zum Cingulum

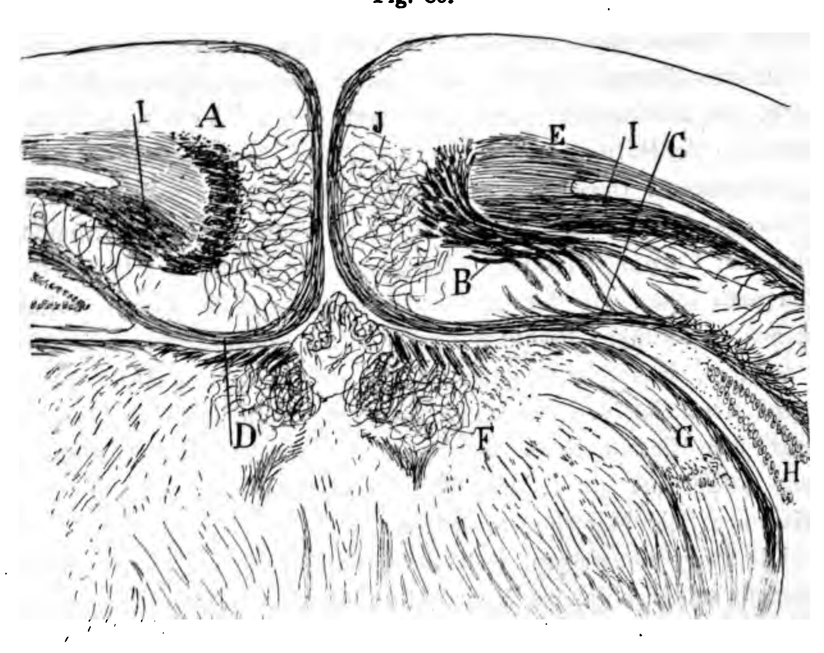
parallelen sagittalen zeigen auf's Unzweifelhafte, dass fast alle diese von hinten nach vorn verlaufenden Fasern, nachdem sie um das Knie und die Spitze des Corpus callosum herumgezogen, bündelweise nach dem vorderen Theil des Septum pellucidum hinabsteigen, den Kopf des Corpus striatum erreichen und sich schliesslich in das Projectionssystem versenken. In Fig. 79, *B*, *C*, welche einen vor dem Corpus callosum liegenden Frontalschnitt darstellt, sieht man diese Fasern zu bogenförmigen und lockeren Bündeln vereinigt nach innen vom Ependyemepithel hinabsteigen, um schliesslich nicht weit von der vorderen Commissur die Unterfläche des Stirnlappens zu erreichen und in die grosse Masse von Projectionsfasern (meistentheils olfactive) einzutreten, welche den Kopf des Corpus striatum kreuzen. Nicht alle absteigenden Cingulumfasern ziehen zum Corpus striatum; einige (siehe die erwähnte Figur, *D*) verlaufen nach innen von der frontalen Verlängerung des Corpus callosum, erreichen in schräger Richtung die Molecularschicht, wo sie im Verein mit anderen, früher angekommenen ein sehr dichtes Geflecht von vorwiegend parallelen und verticalen Nervenfasern bilden. Da es niemals gelingt, den Eintritt dieser aufsteigenden Bahnen in den Stabkranz zu sehen, neige ich dazu, sie für Associationsäste, welche in der plexiformen Schicht enden, zu halten.

Die Projectionsfasern, welche vor dem Knie des Corpus callosum verlaufen, scheinen in der Mehrzahl zu den Neuronen der Fissura interhemisphaerica zu gehören, welche in der vorderen Hälfte derselben liegen. Die aus weiter hinten befindlichen Zellen, besonders im Ganglion der Occipitalspitze entsprossenen durchbohren an verschiedenen Punkten das Corpus callosum (um den langen Umweg zu vermeiden, der entstünde, wenn sie, um das Corpus striatum zu erreichen, sich mit den vorderen verbinden müssten), dringen in den Raum, welcher zwischen dieser Commissur und dem dorsalen Psalterium liegt, und steigen quer durch das Septum in die unteren Schichten des Corpus striatum.

Diese perforirenden Bahnen sind nichts Anderes als die absteigenden Bündel des Fornix longus Forels, beschrieben von Ganser, Honegger, Edinger und besonders von Kölliker, der sie unlängst in der menschlichen Rinde nachgewiesen hat. Nach dessen Ansicht sollen die perforirenden Fasern wahrscheinlich auf- und absteigende Bahnen ent-

halten; die aufsteigenden kommen vielleicht aus dem Tuberculum mammillare internum und enden im Ammonshorn, die absteigenden gehen wahrscheinlich aus dem Gyrus fornicatus hervor, durchbohren das Corpus callosum mehr stirnwärts als die anderen, steigen durch das Septum,

Fig. 80.



Frontalschnitt durch die Hirnhemisphären, hinter dem Corpus callosum (10tägige Maus). Auf einer Seite geht der Schnitt durch eine weiter vorn gelegene Ebene als auf der anderen.

A, Cingulum der einen Seite, quergeschnitten; *B*, Cingulum, welches sich im Bogen unter das Winkel- oder gekreuzte Bündel begiebt; *C*, perforirende Bündel, zum Subiculum gerichtet; *D*, Fasern der plexiformen Schicht der Zwischenhemisphärenrinde, welche sich in die oberflächlichen des Ammonshorns fortsetzen; *E*, Corpus callosum; *F*, Ganglion habenulae; *G*. Corpus geniculatum externum; *I*, gekreuzter spheno-ammonischer Strang; *J*, Geflecht von Collateral- und Endfasern, das aus dem Cingulum entsprossen ist.

nehmen an der Riechstrahlung des Septums Zuckerkandls theil und enden schliesslich im Basalganglion Gansers.

Meine Untersuchungen haben die Existenz von aufsteigenden Fasern im Fornix longus nicht bestätigt; wenn sie vorhanden sind, könnten sie

sehr wohl nicht allein zum Ammonshorn, sondern selbst zur Rinde des Gyrus fornicatus ziehen.

Wie die Fig. 33, *E* und 60, *a* zeigen, wo der absteigende Theil des Fornix longus zu Tage tritt, vereinigen sich die erwähnten perforirenden Fasern nach Durchquerung des Corpus callosum in der Nähe der Mittellinie, mitten im Septum pellucidum, von wo sie in Windungen an die Unterfläche des Gehirns ziehen, sich unterwegs mit der Riechstrahlung Zuckerkandls und den Fasern des Fornix inferior vermischend. Da diese Strahlung sich in die Stabkranzstrahlung begiebt, ohne die Riechcentren zu berühren, mit welchen der Fornix inferior anscheinend ebensowenig Verbindungen eingeht, so glauben wir, dass der Fornix longus die Projektionsbahn der hinteren und mittleren Theile des Gyrus fornicatus darstellt, eine Bahn, welche aus Gründen der Ersparniss an Weg und Protoplasma sich quer durch das Corpus callosum erstreckt, anstatt den gewöhnlichen Lauf zu nehmen.

Hintere Endigung der Fasern des Cingulums. — Die hinteren Bifurcationsäste der in der Zwischenhemisphärenrinde entsprungenen Axencylinder lassen sich mit Rücksicht auf die Art ihrer Endigung in drei Kategorien eintheilen: 1. Fasern, die in der Rinde des Ganglions der Occipitalspitze enden; 2. perforirende Fasern, die für die plexiforme Schicht dieses Ganglions bestimmt sind; 3. Fasern für das Subiculum und Ammonshorn.

1. Die Mehrzahl der zahlreichen für das Ganglion der Occipitalspitze bestimmten Fasern stellen Collateral- oder Endäste von Fasern dar, welche ihren Lauf noch eine kurze Strecke fortsetzen, um auf gleiche Weise zu enden. Bei einigen sieht man, dass aus dem Knie, welches sie beim Umbiegen nach aufwärts bilden, eine dünne Collaterale entspringt (eine Endcollaterale), welche sich in die Schicht der für das Subiculum bestimmten Cingulumfaser begiebt.

Die Vereinigung dieser Fasern, der collateralen oder terminalen, erzeugt in der ganzen Rinde jenes Ganglions ein dichtes Geflecht, das besonders unterhalb der Schicht der spindelförmigen Zellen (dritte Schicht) concentrirt ist, woselbst die Weigert-Präparate ebenfalls einen sehr dichten Plexus zeigen (Fig. 80, *J*). Die obersten Aeste desselben

erreichen die erste Schicht und bilden hier ausgedehnte parallele Verzweigungen.

Die erwähnten Endfasern zeigen sich nicht nur in dem Ganglion der Occipitalspitze, sondern in den hinteren Regionen des supracallösen Zwischenhemisphärengebiets. Ihnen entsprechen die dicken perforirenden Fasern, welche in Fig. 74 *d* und *c* dargestellt sind. Der Plexus, welchen diese Fasern in der dritten und ersten Schicht erzeugen, verstärkt sich beträchtlich durch die Verzweigungen der Martinottischen Axencylinder, die in der ganzen Zwischenhemisphärenrinde zahlreich vorhanden sind (Fig. 78, *g* und 74, *a*) und welche, in die oberflächliche plexiforme Schicht gelangt, sich oft von hinten nach vorn wenden und bis zu ihrer Endigung lange Strecken durchlaufen.

2. Perforirende Fasern für die plexiforme Schicht des Ganglions der Occipitalspitze. — Sie sind ebenfalls sehr zahlreich, und man trifft sie besonders in den mittleren und unteren Regionen dieses Ganglions. Wie Fig. 77 *c* zeigt, bilden sie gewöhnlich sehr dünne, vereinzelte Bündel, welche ohne Verzweigung die Rindenschichten kreuzen und die plexiforme erreichen, wo sie sich spalten, lange Strecken zurücklegen und Collateralen aussenden. Da in den Sagittalschnitten die Mehrzahl dieser Fasern quergeschnitten erscheint, so müssen wir annehmen, dass sie in der Richtung des Subiculums abwärtssteigen, in welches sie vielleicht eindringen. Die grosse Entfernung, welche diese tangentialen Bahnen bis zu diesem letztgenannten Herde durchlaufen müssen, verhindert den Nachweis, ob sie wirklich in diesen eintreten oder sich vorher in der oberflächlichen Schicht, nach Art der verzweigten Fasern der ersten Kategorie, verlieren.

3. Für das Subiculum bestimmte Bündel. — Frontale Schnittserien durch den hinteren Theil des Hirns der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens zeigen ganz deutlich, dass das Hauptcontingent des Cingulums um das Splenium des Corpus callosum herum abwärts steigt, sich alsbald nach aussen und hinten wendet und, nachdem es die weisse Substanz des Occipitalganglions gebildet hat, in die Schicht der oberen perforirenden spheno-ammonischen Fasern des Subiculums eintritt, mit welchen es sich vermischt. Für die Realität dieser Anordnung, die bei kleinen Säugethieren nicht nur mit der Golgi-, sondern auch mit

der Weigert-Methode sehr leicht nachzuweisen ist, sprechen die Fig. 78, *e* und 80 *C*, wo man ebenfalls sieht, dass die Cingulumfasern sich unter den Winkel- oder Commissuralstrang begeben und allmählich und in sehr schräger Richtung in die Rinde des Subiculums eintreten, um dessen plexiforme Schicht und das Ammonshorn zu erreichen. Die Einzelheiten des Ursprungs dieser neuen Art von perforirenden subicularen Fasern entsprechen denjenigen, welche bei der Beschreibung der perforirenden spheno-ammonischen erwähnt wurden, d. h. die aufsteigenden Bahnen sind zum Theil einfache Collateralen von Fasern, welche zu dem Ammonshorn am nächsten gelegenen Schichten hinabsteigen, zum Theil stellen sie Endfasern dar, zum Theil endlich dicke Aeste, welche aus Axencylindern stammen, die noch eine gewisse Strecke, zu einer dünnen Collaterale reduciert, ihren anfänglichen Verlauf fortsetzen.

Auf den ersten Blick kann man die perforirenden spheno-ammonischen Fasern mit den cingularen leicht verwechseln, und in der That ist ihre Trennung in Sagittalschnitten schwierig; in Frontalschnitten aber und besonders in den zum Subiculum parallelen (Fig. 64, *E*) unterscheiden sie sich leicht durch die Verschiedenheit der Richtung: die oberen perforirenden spheno-ammonischen laufen von unten nach oben und von aussen nach innen, während die cingularen von oben nach unten und von innen nach aussen ziehen. An einigen Stellen beobachtet man beide Arten von perforierenden Fasern zugleich und eine Kreuzung derselben.

Aus all dem vorstehend Gesagten ergiebt sich über die weisse Substanz der Zwischenhemisphärenrinde, dass dieses Gehirngebiet drei Classen von exogenen Fasern Ursprung verleiht: Projectionsbahnen für untere noch unbekannte Centren; kurze Associationsbahnen für die Verknüpfung etwas entfernter Theile desselben Ganglion interhemisphaericum, und lange Associationsbahnen, welche im Subiculum und im Ammonshorn enden. Existiren ausserdem in dieser Rinde Commissuren oder Balkenfasern? Beim Menschen scheinen sie vorhanden zu sein (siehe z. B. Déjerine); bei kleinen Säugethieren jedoch habe ich, wie ich in einer anderen Arbeit[54]) zeigte, sie nicht nachweisen können, ein negativer Umstand, der grosse theoretische Bedeutung gewinnen würde, wenn er sich für andere Associationsgegenden des Gehirns verallgemeinern

liesse. Vielleicht stammen die im Gyrus cinguli des Menschen entsprungenen Balkenfasern ausschliesslich aus dem oberen nicht cingulären oder nicht specifischen Theil dieser Windung.

Eine grosse Lücke bleibt in diesem kurzen Studium über die Structur und die Verbindungen der Zwischenhemisphärenrinde noch auszufüllen: der Ursprung und das Ende ihrer centripetalen Fasern. Ein bedauernswerther Mangel, denn wenn wir die Herkunft und functionelle Eigenart der zuführenden Fasern nicht kennen, wird es unmöglich sein, aus den angegebenen Thatsachen irgend eine etwas sichere physiologische Schlussfolgerung zu ziehen.

Die allgemeine Ansicht geht seit den bemerkenswerthen Arbeiten von Broca dahin, dass die limbischen Windungen der Ort der Vertheilung primärer oder secundärer Riechfasern sind. Bis jetzt sind alle unsere Bemühungen, solche zuführende sensorielle Bahnen zu finden, gänzlich gescheitert. Die Analyse, welcher wir die verschiedenen Faserbündel unterwarfen, die bei den kleinen Säugethieren die limbische Rinde mit dem Septum pellucidum, dem Tuberculum olfactivum, dem Pedunculus bulbi, dem Kopf des Corpus striatum etc. zu verbinden scheinen, hat mich überzeugt, dass diese Bahnen centrifugale oder absteigende sind und nur in der Nachbarschaft der Riechcentren verlaufen, ohne zu ihnen andere Beziehungen zu haben.

Capitel XI.

STRIAE LONGITUDINALES oder SUPRACALLOSAE. — UNTERE INNERE RINDE DES STIRNLAPPENS.

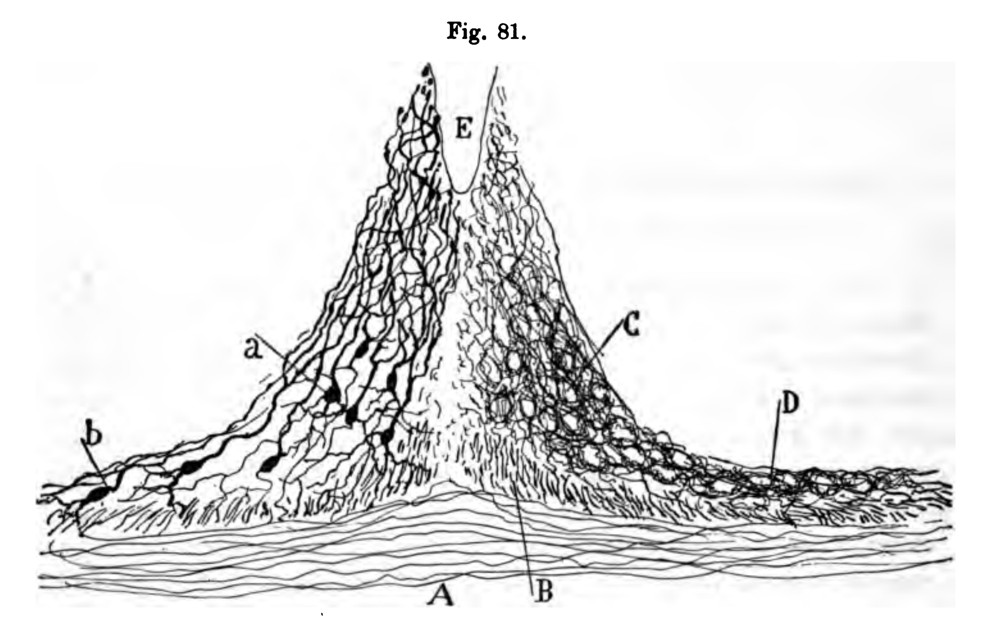
Wie seit den Arbeiten von Lancisius, Valentin, Jastrowitz, Golgi, Henle, Honegger, Giacomini, Zuckerkandl etc. bekannt ist, erscheint die Oberfläche des Corpus callosum von einem System sagittaler Fasern durchfurcht, welche zu zwei Strängen angeordnet sind: der Stria interna oder dem Nervus Lancisii, nahe der Mittellinie, und der Stria lateralis, weiter nach aussen gelegen und von der grauen Substanz des Gyrus fornicatus bedeckt. Die Beziehungen, welche einige Autoren zwischen diesen supracallösen Strängen und den primären Riechcentren zu finden geglaubt haben, nöthigen mich, hier einige Worte über die Structur und die Endverbindungen derselben zu sagen.

Ich machte meine Untersuchungen an den Striae supracallosae der Nager, hauptsächlich des Kaninchens und der Maus. Doch glaube ich, dass die so gewonnenen Resultate sich ohne Bedenken auf den Menschen und die gyrencephalen Thiere verallgemeinern lassen.

Bei den Nagern bilden die Nervi Lancisii die rudimentäre weisse Substanz, welche unter einer den Grund der Fissura interhemisphaerica einnehmenden grauen Rinde von dreieckigem Querschnitt liegt. Diese Rinde ist nichts Anderes als das Indusium des Corpus callosum, dessen Nervenzellen schon Valentin[55]) beobachtete. Die Striae laterales sind nicht sehr deutlich und werden repräsentirt durch eine zarte Schicht von Nervenfasern, welche die erwähnten Nervi Lancisii mit dem inneren Rande des Cingulums (Fig. 81, *D*) verbindet.

Ursprung der Stria interna. — Man verlegt allgemein den Ursprung der Striae in die Riechcentren. Nach Blumenau[56]) sollen sich die Nervi Lancisii mit der Riechsphäre auf zwei Wegen verbinden: einem indirecten, der von einer Gruppe von Fasern gebildet wird, die in der weissen Substanz der ersten Stirnwindung endet; von hier aus sollen

Fig. 81.



Querschnitt des Indusiums und der Striae supracallosae des Kaninchens von 10 Tagen; links die Zellen, rechts die Nervenplexus.

A, Corpus callosum; *B*, Nervi Lancisii; *D*, Plexus der Stria externa; *C*, Plexus des Indusiums; *E*, Fissura interhemisphaerica; *b*, Zellen der Stria externa.

Fasern zum Bulbus olfactorius entspringen, und einem directen, aus einer oberflächlichen Schicht von Fasern des Rostrums, das ebenfalls mit der Stria verbunden ist, bestehend; letztere Fasern setzen sich zum Theil in die innere Olfactoriuswurzel fort. Verschiedene Autoren nehmen (mit geringen Abweichungen) diese Ursprünge an, darunter Déjerine[57]), nach dem der innere Riechstreif (oder -Wurzel) theils in die Nervi Lancisii, theils in die Fasern des Pedunculus des Septum pellucidum übergeht.

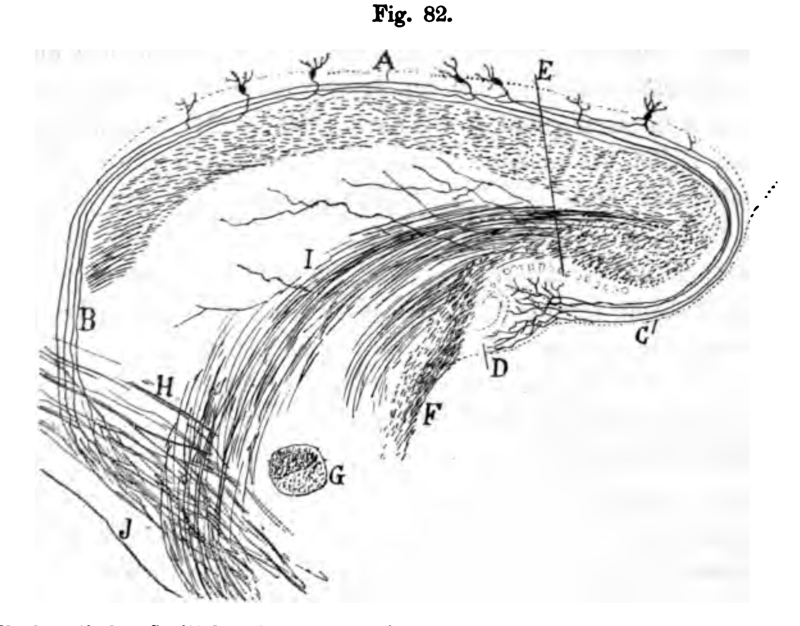
Meine früheren Untersuchungen[58]), mittelst der Golgischen Methode ausgeführt, zeigen, dass ein guter Theil, ja vielleicht alle Fasern der Stria interna supracallosa ihren Ursprung im Axencylinder der Nervenzellen des Indusiums (der rudimentären grauen Rinde des Bodens des Hemisphärenspalts) nehmen. Diese Zellen, atrophirte Gehirnpyramiden, besitzen einen in der Tiefe befindlichen Körper, einen Radiärschaft, der bei den oberflächlicheren fehlt, ein aufsteigendes dendritisches Büschel, das sich bis zu einer der plexiformen Schicht der gewöhnlichen Rinde homologen Molecularschicht erstreckt, und endlich einen absteigenden Axencylinder, der, in der Nähe des Corpus callosum angelangt, sich in einen frontalen und einen caudalen Ast zu spalten pflegt. Bei einigen Zellen beschränkt sich dieser Fortsatz auf eine bald nach hinten, bald nach vorn gerichtete Theilung, ohne Aeste von entgegengesetzter Richtung auszusenden. Aus dem sagittalen Verlauf dieser Fasern entspringen im Indusium und besonders in der molecularen oder plexiformen Schicht verzweigte Collateralen. In Fig. 81, *C* stelle ich die pericellulären Plexus dar, die ausserordentlich reich in der Umgebung der Zellen des Indusiums von Collateralfasern erzeugt werden, zwischen welche sich ohne Zweifel einige Endfasern mischen.

Die Stria interna besteht also, wie das Cingulum, aus drei Arten von in der supracallösen Rinde entsprungenen Fasern: solchen, die in einen vorderen und einen hinteren Ast gespalten sind, ungespaltenen Fasern mit frontalem Verlauf und ungetheilten Fasern mit dorsalem Verlauf. Alle diese kann man auch eintheilen in Projectionsfasern, welche zum Corpus striatum ziehen, in intrafocale Associationsfasern, welche mit freien Verzweigungen im Indusium enden, und extrafocale Associationsbahnen, welche sich zur Fascia dentata wenden.

Projectionsfasern. — Untersucht man nahe der Mittellinie gelegene Sagittalschnitte des Gehirns der wenige Tage alten Maus, so beobachtet man häufig, dass ein gut Theil der Fasern der Nervi Lancisii vor dem Knie und der Spitze des Corpus callosum verlaufen, längs des vorderen Rands des Septum pellucidum ziehen und sich nach aussen wenden und zwischen den Paketen von Riechfasern zweiter Ordnung verlieren, welche von vorn nach hinten den Kopf des Corpus striatum kreuzen (Fig. 82, *B*). Wenn ich auch die Fasern der

Stria in ihrem absteigenden Verlauf nicht gänzlich zu verfolgen vermochte, so glaube ich doch, dass sie sich dem Corpus striatum einverleiben, nach Art der Projectionsfasern anderer Rindengegenden, aus verschiedenen Gründen: 1. weil diese Fasern, wenigstens in ihrer Mehrzahl, wegleitende, nicht zuleitende Bahnen des Indusiums sind; 2. weil sie sich in der unteren Ebene des Kopfes des Corpus striatum nach

Fig. 82.



Halbschematischer Sagittalschnitt durch das Corpus callosum, den Nervus Lancisii und die Fascia dentata des Gehirns der wenige Tage alten Maus.

A, Nervus Lancisii; *B*, Projectionsfasern desselben; *C*, Fasern desselben für die Fascia dentata; *D*, Fascia dentata; *E*, Ammonshorn; *I*, Zuckerkandls Strahlung; *F*, Fimbria; *G*, vordere Commissur.

hinten wenden; 3. weil keine derselben in der Richtung des Bulbus olfactivus zu ziehen scheint, noch im Innern des Tuberculum olfactivum angetroffen wurde.

Ausser diesen vorderen Projectionsfasern existiren einige perforirende, von Vogt und Kölliker genau beschriebene, welche an verschiedenen Stellen das Corpus callosum durchqueren und in den Fornix longus Forels eintreten.

Diese perforirenden Fasern sind relativ zahlreich im hinteren Drittel der Stria und in der Umgebung des Spleniums des Corpus callosum, jedoch stammen sie in ihrer Mehrheit, wie die Fig. 74 und 33, *E* zeigen, nicht aus den Nervi Lancisii, sondern aus den Striae laterales oder vielmehr aus einer Schicht von Fasern, welche sich zwischen diesem Nerv und dem Cingulum erstreckt.

Hintere Endigung der Striae. — Nach der allgemeinen Ansicht der Neurologen, unter denen wir Golgi, Henle, Giacomini und Blumenau nennen müssen, umgeben die Striae supracallosae in ihrer hinteren Verlängerung das Splenium corporis callosi, ziehen zur Fasciola cinerea und verlieren sich schliesslich in der Fascia dentata; ob sie hier ihren Ursprung oder ihr Ende haben, ist nicht bekannt. Nach Zuckerkandl sollen es nicht die mittleren, sondern die seitlichen Striae sein, welche sich in die Fascia dentata fortsetzen.

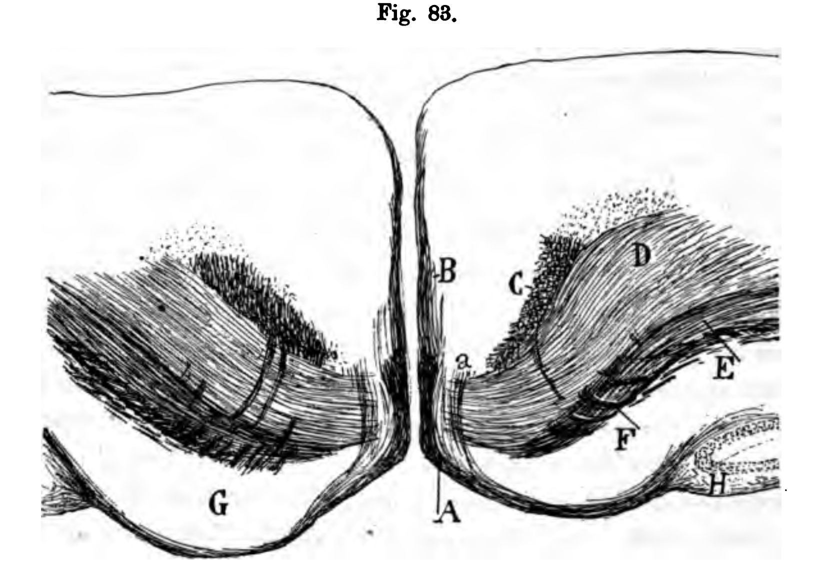
In diesem wichtigen Punkte sind meine Präparate ausschlaggebend. Sowohl die mittleren Sagittalschnitte, wie die weiter hinten gelegenen frontalen des Gehirns der Maus, des Meerschweinchens und des Kaninchens zeigen mit grösster Deutlichkeit den Eintritt der inneren und äusseren Striae in die Fascia cinerea und Fascia dentata. In den Sagittalschnitten beobachtet man, dass die Stria media um das Splenium herum nach der oberflächlichen Schicht der Fasciola, an welche er keine Fasern abzugeben pflegt, zieht, das innere Ende des Ammonshorns schräg kreuzt und schliesslich den zwischen diesem und dem Rudiment der Fascia dentata existirenden Winkel erreicht, um in den Molecularschichten beider Herde zu enden. Bei der Endverzweigung, die äusserst dicht und über den erwähnten Winkel sich ausbreitet, spalten sich viele Fasern in einen oberen, in der Molecularschicht des Ammonshorns verzweigten, und einen unteren, über die gleichnamige Schicht der Fascia dentata vertheilten Ast.

Die Frontalschnitte, welche unmittelbar hinter dem Corpus callosum (Fig. 83, *A*) verlaufen, zeigen ebenfalls diese Anordnung; die erwähnten Fasern, sowohl die aus der Stria interna wie die aus der Stria externa stammenden, wenden sich vor Herantritt an die Fascia dentata nach aussen und schieben sich über die Oberfläche der beiden Subicula.

Fig. 83, *B*, welche einen dieser Schnitte darstellt, zeigt ausserdem, dass nicht allein die Striae, sondern ein grosser Theil der perforirenden Fasern, welche die Molecularschicht der Zwischenhemisphärenrinde erreichen und hier sagittal verlaufen, sich zur Fascia dentata wenden, um sich in ihrer Rinde zu verzweigen und zu enden.

Striae laterales. — Sie besitzen bei Kaninchen und Maus keine ausgeprägte Individualität, sondern bestehen in einer zarten Schicht von

Fig. 83.



Frontalschnitt durch das Gehirn der achttägigen Maus, unmittelbar hinter dem Corpus callosum verlaufend.

A, Nervi Lancisii, zum Subiculum und der Fascia dentata ziehend; *B*, Fasern der plexiformen Schicht der Fissura interhemisphaerica; *C*, Cingulum; *D*, Corpus callosum; *E*, Psalterium dorsale; *F*, Fasern des Fornix longus; *H*, Fascia dentata; *a*, Striae laterales supracallosae.

Fasern, welche die Nervi Lancisii mit dem inneren Theil des Cingulums verbinden. Wie diese entspringen sie aus der mehr aussen gelegenen grauen Substanz des Indusiums, aus dem von diesem beim Durchtritt durch die Zwischenhemisphärenrinde gebildeten Winkel (Fig. 81, *D*). Diesen grauen Fortsatz, der sehr zart ist und einige Zellen besitzt, deren Ausläufer in die Molecularschicht des Indusiums ziehen, kann man die g r a u e R i n d e der Stria lateralis nennen. Wie ich beobachtete, verhalten sich

die Fasern der Stria externa ebenso wie die der inneren, nur senden sie eine grössere Zahl von Projectionsfasern zum Fornix longus. Zwischen den Zellen der Stria externa sieht man ebenfalls dichte freie Verzweigungen, welche zum grossen Theil aus Collateralen und Endfasern der darunter liegenden weissen Substanz stammen (Fig. 81, *D*).

Fasciola cinerea. — In den wenigen Fällen, in denen ich ihre Zellen gefärbt habe, erschienen sie spindelförmig und versehen mit einem Protoplasmabüschel, das nach hinten und unten gewendet ist, und mit einem aufsteigenden Axencylinder, der das Splenium des Corpus callosum umgiebt und in die Stria interna zieht. Bei einigen Zellen spaltete sich dieser Fortsatz in einen dünnen absteigenden, vielleicht bis zur Fascia dentata verlängerten Ast und einen dicken aufsteigenden, für die Nervi Lancisii bestimmten. Aus dem Verhalten der Axencylinder und der Form der Zellen ersieht man, dass die Fasciola cinerea, entgegen der Ansicht von Henle und Giacomini, nicht als Stück der Fascia dentata, sondern als verdickte Verlängerung des Indusium gelten kann.

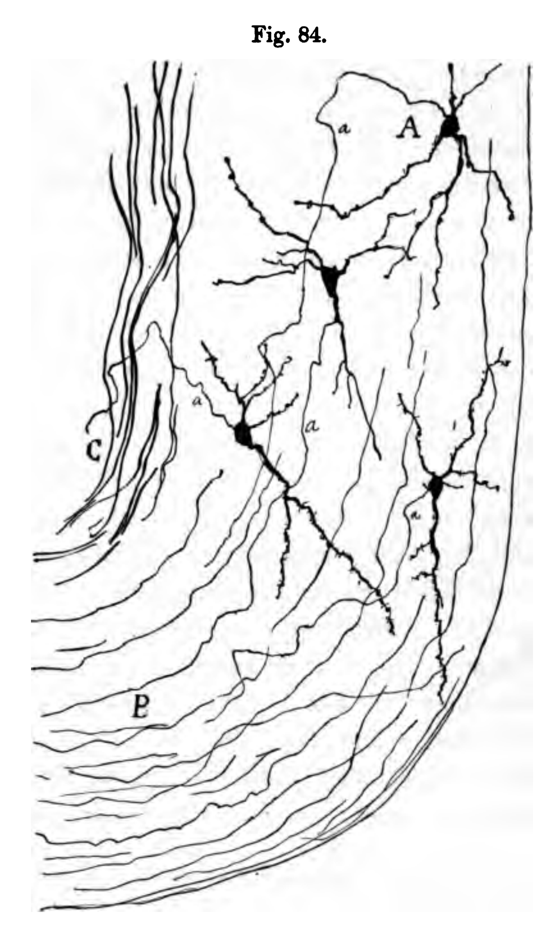
Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass zwischen der Zwischenhemisphärenrinde und dem Indusium des Corpus callosum, sowie zwischen dem Cingulum und den Striae supracallosae ein vollständiger Parallelismus besteht, indem beide Rinden sagittale Stränge weisser Substanz erzeugen; beide senden vorzugsweise Projectionsfasern aus, beide liefern endlich für das Ammonshorn und die Fascia dentata lange Associationsbahnen. Dies Alles stimmt mit der Ansicht Giacominis'[59]) und Blumenaus überein, welche die Striae und das Indusium für eine Fortsetzung der Zwischenhemisphärenrinde halten, welche in keinem Punkte der Mittellinie unterbrochen wird, sondern von einer Hemisphäre zur anderen zieht.

Untere innere Rinde des Stirnlappens.

Es ist nicht meine Absicht, hier eingehend die Frage nach der Structur der limbischen Windungen und ihren Verbindungen mit den Riechstrahlungen zu erörtern. Ich will mich vielmehr auf den Hinweis beschränken, dass in der Rinde des Spalts oder der inneren Fläche des Lobulus frontalis (cortex infracallosus) der kleinen Säugethiere der Eintritt einer primären oder secundären Riechbahn von mir nicht beobachtet werden konnte.

Diese Rinde besitzt, wie ich früher mitgetheilt habe, sehr charakteristische Merkmale: Fehlen einer Schichtenbildung, Mangel einer bestimmten Richtung bei den Dendriten, Vorhandensein von grossen

Fig. 84.



Zellen der unteren inneren Gegend des Stirnlappens.

A, B, grosse Zellen; *C,* vordere, absteigende Bündel des Cingulums.

Zellen von variabler Gestalt, vermengt mit kleineren Zellen, zwischen den Zellen Existenz einer grossen Zahl von Tangential-Bündeln und -Fasern mit grossentheils absteigendem Verlauf. Auf Grund dieser Befunde lässt

sich dieses Rindengebiet in Nissl-, Weigert- und Golgi-Präparaten auf den ersten Blick erkennen.

Von demselben füge ich zwei Zeichnungen bei, der achttägigen Maus entnommen. In der einen (Fig. 79, *A*) handelt es sich um einen mit schwacher Vergrösserung untersuchten Frontalschnitt; man sieht darin, dass diese Rinde in tangentialer Richtung durch eine Menge fast paralleler Fasern durchzogen wird, welche, an der unteren Fläche des Stirnlappens angekommen, sich nach aussen wenden, um schliesslich sagittal zu verlaufen und in die grosse Riech-Projectionsbahn einzutreten. In Fig. 84, *A*, welche bei stärkerer Vergrösserung ein Stück der erwähnten Zwischenhemisphärengegend darstellt, beobachtet man, dass jene parallelen Axencylinder aus gewissen dreieckigen, stern- oder spindelförmigen, grossen oder mittelgrossen Zellen hervorgehen, welche, ohne radiäre Orientirung, in allen Rindenschichten verstreut liegen. Die Axencylinder der oberflächlicheren pflegen ebenfalls oberflächlich in der Rinde zu verlaufen, ohne Collateralen auszusenden (wenigstens nicht bei wenige Tage alten Säugethieren), während die aus den tieferen Zellen stammenden in die tieferen Schichten ziehen und sich sogar mit der sehr nahe gelegenen Projectionsbahn des Cingulums verbinden können (Fig. 84, *C*). Jedoch nicht alle Fasern, welche in paralleler Richtung diese Rinde kreuzen, kommen aus autochthonen Zellen; einige, die oberflächlicheren und besonders die dicken, gehen aus dem Septum pellucidum hervor und setzen sich in die Zuckerkandlsche Strahlung fort.

Freie exogene Verzweigungen habe ich an dieser Rindenstelle wenige angetroffen; die, welche in meinen Präparaten zu Tage treten, scheinen von unten, aus dem Gebiet des Stabkranzes zu kommen. Ihr Ursprung liess sich nicht bestimmen. Jedenfalls schien keine von ihnen in der Richtung nach dem Bulbus olfactivus zu verlaufen, noch sich in Riechbahnen zweiter Ordnung fortzusetzen.

Ebensowenig zeigt die Marchi-Methode in dieser Gegend Degenerationen auf dem Querschnitt dieses Bulbus.

Die Rinde der Innenfläche und des hinteren Theils des Lobulus frontalis bietet eine grosse Analogie mit der grauen Substanz des Septum pellucidum, in welche sie sich theilweise fortsetzt und an deren Verbindungen sie vielleicht theilnimmt.

Allgemeine Schlussfolgerungen.

Die nachstehenden Sätze können als allgemeine Schlussfolgerungen aus der voraufgegangenen Studie über die Sphenoidalrinde und die übrigen Organe und Bahnen gelten, welche man für solche des Riechsinns zu halten pflegt.

1. Wir müssen als secundäre Riechcentren alle diejenigen betrachten, welche unzweifelhaft Fasern der äusseren, mittleren oder oberen Wurzeln aufnehmen. Diese Centren besitzen die gleiche Structur; es sind die Rinde des Lobulus olfactivus (Pedunculus bulbaris), die frontale, unter der äusseren Wurzel liegende, und die äussere Gegend der Sphenoidalrinde.

2. Der Focus spheno-occipitalis, das Subiculum, der Focus präsubicularis und das Ammonshorn scheinen keine directen Olfactoriusfasern zu besitzen. Vielleicht stellen sie tertiäre Riechcentren dar.

3. Die Amygdala, das Septum pellucidum, die limbischen Windungen und die Zwischenhemisphärenrinde, die Striae supracallosae, die prächiasmatische Fissurrinde etc. entbehren anscheinend directer olfactiver Verbindungen. Die zwischen dem Bulbus olfactivus und dem Tuberculum vermutheten sind wahrscheinlich, jedoch nicht völlig sicher nachgewiesen.

4. Die zuführenden Bahnen des Ammonshorns sind: die hintere Verlängerung des Cingulums, die occipitalen Enden der Striae supracallosae, die weisse oberflächliche Substanz der Zwischenhemisphärenrinde und eine sehr wichtige Bahn, welche aus dem oberen Theil des Lobulus pyriformis oder Focus spheno-occipitalis stammt.

5. Dieses eine eigenartige Struktur besitzende Ganglion liefert eine directe ammonische Bahn und eine gekreuzte; beide enden in den plexiformen Schichten des Ammonshorns und der Fascia dentata.

Literatur.

[1]) Cajal, Contribución al estudio de la vía sensitiva central y estructura del tálamo óptico. Rev. trim. microgr., tomo V, 1900.

[2]) Cajal, Die Endigung des äusseren Lemniscus oder die secundäre akustische Nervenbahn. Deutsche Medic. Wochenschrift, 17. April 1902.

[3]) Siehe Revista trimestral, vol. IV und V.

[4]) C. Golgi, Sulla fina struttura dei Bulbi olfatorii. Reggio-Emilia. 1875.

[5]) S. R. y Cajal, Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. Gaz. sanit. de Barcelona; Oktober 1890.

[6]) P. Ramón, Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. Gaz. sanit. de Barcelona, Juli 1890.

[7]) Van Gehuchten et Martin, Le bulbe olfactif de quelques mammifères. La Cellule; vol. VII 2 fasc., 1891.

[8]) Kölliker, Ueber den feineren Bau des Bulbus olfactorius. Aus den Sitzungsber. der Würzb. Phys.-med. Gesellschaft; 19. Dec., 1891.

[9]) G. Retzius, Die Endigungsweise der Riechnerven. Biol. Unters.; Neue Folge, Bd. III, H. 3, 1892.

[10]) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

[11]) Blanes, Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio. Rev. trim. microgr., vol. III, 1898.

[12]) Cajal, Origen y terminación de las fibras olfvativas, etc., 1890.

[13]) M. Duval, L'amoeboïsme du sytème nerveux. La théorie histologique du sommeil. Les nervi nervorum. Revue scientifique, 12 Mars, 1898.

[14]) Manoumelian, Societé de Biol., 19. Febr. 1898.

[15]) Löwenthal, Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig 1897.

[16]) Probst, Zur Kenntniss des Faserverlaufes des Temporallappens des Bulbus olfactorius, etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 6. Heft. 1901.

[17]) Cajal, Textura del lóbulo olfativo accesorio. Revista trimestral micrográfica. volumen VI, 1902.

[18]) Löwenthal, Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig 1897.

[19]) Cajal, Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos y substancia blanca del cerebro. Gaceta sanitaria de Barcelona. April, 1891.

[20]) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

[21]) Siehe die früheren Hefte dieser „Studien".

[22]) Betz, Centralblatt f. d. medicin. Wissensch. n.⁰ 11, 13 1881.
[23]) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig, 1892.
[24]) S. Ramón Cajal, Estructura del asta de Ammon, Anales de la Socied. españ. de Historia natural, tomo XXII, 1893.
[25]) Déjerine, Anatomie des centres nerveux. Paris, 1895, tomo I.
[26]) Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala, 1895.
[27]) Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.
[28]) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 723.
[29]) S. R. y Cajal, Estructura del asta de Ammon y fascia dentata, etc. Anal. de la Socied. españ. de Historia natural, tomo XXII, 1893.
[30]) Ganser, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 7, 1882. Siehe auch von demselben Autor: Ueber die vordere Hirnkommissur der Säugethiere. Arch. f. Psych. Bd. IX.
[31]) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 715.
[32]) Honegger, Vergleichend-anat. Unters. über den Fornix, etc. Genf 1886.
[33]) Déjerine: Anat. des centres nerveux, vol. II. 1901.
— Siehe auch: Compt. rend. Société de Biol., 1897.
[34]) S. R. Cajal, Die Sehrinde. 1. Heft dieser „Studien".
[35]) Cajal, Estructura del asta de Ammon. Anal. de la Socied. españ. de Histor. nat. Tomo XXII, 1893.
[36]) S. R. Cajal, Estructura del asta de Ammon. Anal. de la Socied. españ. de Historia natural. Madrid 1893.
[37]) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pag. 789 u. 790.
[38]) Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, etc., 6. Aufl. Leipzig, 1900.
[39]) S. R. Cajal: Estructura del septum lucidum. Rev. trim. Vol. 6.⁰
[40]) Honegger, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Fornix etc. Rec. de Zool. suisse. 1890. Vol. V.
[41]) Déjerine, Anatomie des centres nerveux. Tomo II, 1901, pag. 296.
[42]) Hammarberg, Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala 1895.
[43]) S. R. Cajal, Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule 1890.
[44]) Derselbe, Pequeñas comunicaciones anatómicas. — II. Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Dezember 1890.
[45]) Derselbe, Estructura de la corteza occipital de los pequeños mamíferos. Anales de la Sociedad española de Historia natural. Tomo XXII, 1893.
[46]) Ganser, Loc. cit.
[47]) Cajal, La Cellule, tomo VII.
[48]) Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre, 2 Bde. pag. 780, Fig. 803. Siehe auch: Ueber den Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchen. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1894.

[49]) Beevor, On the Course of the fibres of the cingulum and the posterior parts of the corpus callosum and fornix of the Marmoret Monkey, Phil. Transactions. 1891.

[50]) Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane etc., 6. Aufl., 1900.

[51]) Déjérine, Loc. cit., pag. 749 u. f.

[52]) E. Smith, Journ. of Anat. u. Physiol. Vol. 32, 1898.

[53]) S. R. Cajal, Textura del septum lucidum. Rev. trimestr. micrográf. 1901/02, VI.

[54]) Derselbe, Die Bewegungsrinde. 2. Heft dieser „Studien".

[55]) Valentin, Neurologie, pag. 244.

[56]) Blumenau, Zur Entwickelungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37, 1890.

[57]) Déjerine, Anatomie des centres nerveux, vol. I.

[58]) S. Ramón y Cajal, Structure de l'écorce cerebrale de quelques mammifères. La Cellule, tomo VII, 1891.

[59]) Giacomini, Fascia dentata del grande Hippocampo etc., Giorn. d. R. Accad. di Med. di Torino, Fasc. 11 bis 13, 1883.

